Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen *(Salmo fario)*

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Karl SPRENGER

aus Basel.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945

Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen *(Salmo fario)*

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Karl SPRENGER

aus Basel.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1945

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 10. März 1945.

Prof. Dr. P. Huber,
Dekan.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Separatdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Bd. 52, Nr. 22, 1945.

Meinen lieben Eltern
in tiefer Dankbarkeit gewidmet.

Tome 52, n° 22. — Décembre 1945.

Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen *(Salmo fario)*

von

Karl SPRENGER

Basel.

Mit 7 Textabbildungen und 8 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

I. Einleitung 422

II. Material 424

III. Die Brustflossenbewegungen der jungen Bachforellen . . . 425

1. Methodisches 425
2. Die Brustflossenbewegungen vor dem Schlüpfen . . 426
3. Die Brustflossenbewegungen nach dem Schlüpfen . . 429
(Drei Phasen, 429; Morphologisches, 430; Amplitude, 431; Frequenz, 431; Lagereflexe, 434; Wasserstrom, 435; Allgemeines Verhalten, 436; Schwimmen, 437; Zusammenfassung, 440.)

IV. Einige experimentelle Daten 440

1. Wirkung von M.S. 222 auf die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen 440
2. Die Wirkung von CO_2 auf die Brustflossenfrequenz in der frühen ersten Phase (nach dem Schlüpfen) . . 445
3. Temperaturabhängigkeit der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen 448
(Temperaturgrenzen, 450; Temperaturabhängigkeit, 450.)

V. Das relative Wachstum der Brustflossen der Bachforelle 454

Seite

VI. Vergleichende Beobachtungen an anderen Arten 461
1. Andere Salmoniden 461
(*Salmo*-Arten, 461; Äsche, 462; Ballen (Felchen), 463)
2. Hecht 463
(Brustflossenbewegungen, 463; -wachstum, 463.)
3. Barsch 470
4. Barbe 472
5. Allgemeines 473

VII. Diskussion der Ergebnisse 475
1. Vergleichende Bemerkungen zum zeitlichen Entwicklungsvorsprung der Brustflossen gegenüber den Bauchflossen 476
2. Über die physiologische Grundlage des Brustflossenrhythmus 477
3. Über die biologische Bedeutung der frühen Brustflossenbewegungen 481
4. Die morphologische Bewertung des Schlüpfzustandes bei Forelle und Hecht 492
(Forelle, 493; Hecht, 499.)

VIII. Zusammenfassung 501

IX. Verzeichnis der zitierten Literatur 503

I. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit einem Problem, das erst bei der Einordnung in einen grösseren entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang seinen wahren Umfang zeigt. Deshalb sei zuerst ein kurzer Überblick über die Entwicklungsgänge der Wirbeltiere *(Craniota)* vorausgeschickt.

Die primären Grossgruppen, die durch holoblastische Eier ausgezeichnet sind, haben als gruppentypische Norm eine indirekte Entwicklung mit Spätlarven und Metamorphose, wie sie auch den Acraniern eigen ist. Es sind dies die Cyclostomen, die sog. „Altfische" (mit typischen Larven die Dipnoer, mit Ausnahme von *Ceratodus*), *Polypterini*, Holostier und der klassische Fall der Amphibien.

Unter den sekundären, mit meroblastischen Eiern ausgestatteten Grossgruppen haben die Elasmobranchier und Amnioten durchwegs eine sekundäre direkte Entwicklung mit abhängigen Embryo-

nen (GEIGY und PORTMANN, 1941), also ohne eingeschaltete Larvenperiode. Theoretisch ist das Gleiche von den Teleostiern zu erwarten. Dies trifft auch für die grosse Mehrzahl dieser Fische zu. Doch gibt es daneben manche Teleostier, die typische Larvenbildungen zeigen. Am bekanntesten sind die *Leptocephalus*-Larven der Aale mit zusätzlich entwickelter Rumpfmuskulatur. Ähnliche Larven haben auch die Serrivomeriden. Beispiele von äusserlich sichtbaren Larvenbildungen sind u. a. noch die von einem Knorpelband gestützten Augenstiele von Idiacanthiden, die etwa 4- bis 5-fach körperlangen Bauchflossenfäden und die etwa körperlangen Schwanzflossenfäden von *Trachypterus*, der zweigförmige Dorsalanhang von *Fierasfer* (nach Abb. bei BEEBE (1934) und EHRENBAUM (1905)).

Aus dieser kurzen Betrachtung ergibt sich also, dass die Teleostier nicht ganz eindeutig dem Entwicklungstypus mit abhängiger direkter Entwicklung angehören, sondern dass bei ihnen auch eine Tendenz zur Ausbildung von transitorischen larvalen Merkmalen vorkommt. Daher ist die Möglichkeit nicht von vorneherein ausgeschlossen, selbst bei den Formen, die sich direkt entwickeln, auf Andeutungen von larvalen Erscheinungen zu stossen.

Einen solchen Anschein machen beim ersten Zusehen die Brustflossen und ihre Bewegungen bei der Gattung *Salmo* in der ersten Lebensperiode ausserhalb des Eies. Bei einer frisch geschlüpften Forelle oder einem ebensolchen Lachs fallen ausser dem mächtigen Dottersack vor allem die scheinbar so grossen und in ununterbrochener, rhythmischer Bewegung befindlichen Brustflossen auf, während die Bauchflossen erst als kleine, vollständig unauffällige Gebilde hinter dem Ansatz des Dottersackes vorhanden sind.

Da in der Literatur diese ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der jungen Forellen und Lachse nur gelegentlich erwähnt sind, nirgends aber ihre weitere Entwicklung und ihre Biologie beschrieben sind (nur BABÁK (1912, 1921) weist auf ihre mögliche Bedeutung als Atemhilfsmechanismus hin), versuchte ich, durch entsprechende Beobachtungen, z. T. auch an anderen Fischarten, ein genaueres und durch experimentelle Daten und allgemeinere theoretische Betrachtungen ergänztes Bild dieses biologischen Phänomens zu entwerfen. Einen wichtigen Beitrag lieferten dazu auch Längenmessungen, die an den Brustflossen ausgeführt wurden, um deren Wachstum zu der so auffallenden

relativen Grösse zu bestimmen und es mit dem Wachstum der Bauchflossen zu vergleichen. Das Resultat zeigt übrigens wieder mit Deutlichkeit, dass in der Biologie auch Erscheinungen, die man mehr oder weniger qualitativ erfassen zu können glaubt, oft erst durch eine sorgfältige quantitative Analyse in ihrer wahren Form erkannt werden können.

Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN, für die Anregung und die umsichtige Leitung dieser Arbeit und für die mannigfachen Ratschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

II. MATERIAL

In erster Linie untersuchte ich Bachforellenbrut, da mir diese in mehreren Serien zur Verfügung stand, dann vor allem noch, wenn auch in weit geringerem Masse, Hechtbrut. Die Auswahl der übrigen zur Beobachtung gelangten Arten konnte fast nur auf gut Glück geschehen. Da ich bei diesen z.T. nur eine einzige Brutserie zur Verfügung hatte, und da die Tiere auch häufig durch Krankheiten, Schädigungen durch den Transport oder mangels genügend günstiger Zuchtbedingungen, die nicht vorher ausprobiert werden konnten, frühzeitig abstarben, konnten hier nur oberflächliche und sehr unvollständige Beobachtungen gemacht werden. Doch wirkte sich das nicht so störend aus, da es mir bei diesen Arten vor allen Dingen auf einen ersten allgemeinen Vergleich ankam.

Alle Bruten stammen aus künstlich befruchteten Eiern, die ich z.T. bald nach deren Befruchtung, z.T. erst in mehr oder weniger schlüpfreifem Zustand erhielt. Die nachfolgende kleine Tabelle gibt eine Übersicht über die Herkunft der Elternfische und über die Anzahl der zur Beobachtung gelangten Serien:

Bachforelle *(Salmo fario)*	Rhein und Wiese bei Basel	Mehrere Serien.
Regenbogenforelle *(Salmo irideus)*	Forellenzucht Brunnen	Eine Serie.
Lachs *(Salmo salar)*	Rhein bei Basel	Eine kleine Serie.
Seesaibling *(Salmo salvelinus)*	Sempachersee	Eine Serie (früh absterbend, Transportschädigung).
Äsche *(Thymallus thymallus)*	Rhein bei Neuhausen	Eine Serie.
Ballen (Felchen) *(Coregonus Suidteri ?)*	Sempachersee	Zwei Serien (beide früh abgestorben, Entwicklungsanomalien).

Hecht *(Esox lucius)*	Sempachersee	Wenige Serien.
Barsch *(Perca fluviatilis)*	Sempachersee	Eine Serie (rel. früh absterbend, ungenügende Zuchtbedingungen ?).
Barbe *(Barbus fluviatilis)*	Rhein bei Basel	Eine Serie (früh absterbend, Krankheit).

III. DIE BRUSTFLOSSENBEWEGUNGEN DER JUNGEN BACHFORELLEN

1. Methodisches.

Zur Lebendbeobachtung wurde meist ein Stativlupenbinokular mit fünffacher Vergrösserung benutzt. Die jungen Forellen befanden sich dabei in kleinen, schwach konischen Glasgefässen (Geleegläser) in einer Wassermenge von rund 100 cm^3. Beim Zählen der Frequenz ihrer rhythmischen Brustflossenbewegungen wurden die meist auf der Seite liegenden Tiere mit einer Sonde in Normalstellung gebracht und durch Anlegen zweier kleiner Steinchen an den Dottersack darin fixiert, da bei Seitenlage des Fischchens die Transparenz der Brustflossen das Auszählen ihrer Bewegungen sehr erschwert.

Bei der Frequenzbestimmung wurden die Brustflossenbewegungen meist 20—30 Sekunden lang gezählt. Um die relativ hohe Frequenz (Grössenordnung: 300—350 min^{-1} bei 15°) möglichst gut bestimmen zu können, zählte ich immer nur bis 10 (einsilbige Zahlen!) und machte nach jeder solchen Zehnerserie auf einem Papier einen Strich. Die erste Serie wurde dabei immer „leer" gezählt und auf „10" die Stoppuhr eingeschaltet, desgleichen wurde sie am Schluss wieder auf „10" der betreffenden Serie gestoppt, so dass beide Male die Bedingungen für die Betätigung der Stoppuhr gleich waren.

So war es möglich, Frequenzen bis zu etwa 450 min^{-1} zu bestimmen, ohne dass zu grosse Fehler zu befürchten waren, die neben der natürlichen Schwankungsbreite der Frequenz der Brustflossenbewegungen hätten stark ins Gewicht fallen können. Eine weitere Fehlerquelle bilden Unregelmässigkeiten in den Bewegungen, denen man beim schnellen Zählen nicht folgen kann. Täuschungsfehler infolge der Transparenz der Brustflossen wurden, wie oben schon erwähnt, durch Normalstellen der jungen Forellen möglichst vermieden. Alle Frequenzwerte werden als Minutenfrequenzen in min^{-1} angegeben.

Fast alle Beobachtungen wurden bei Temperaturen von 13—16° gemacht, die gerade noch im Behaglichkeitsbereich der kleinen Bachforellen liegen. Frequenzwerte wurden auf Grund der experi-

mentell bestimmten Temperaturabhängigkeit (p. 450 ff.) auf die einheitliche Temperatur von 15° umgerechnet (im Anschluss an Andersen (1930)).

Die Altersangaben in Tagen sind durch teilweise Umrechnung alle auf eine einheitliche Zuchttemperatur von 8° C bezogen. Daneben wird in Klammern meist noch die Angabe in Tgr. (= Tagesgrade = Tage × Celsius-Grad) mitgegeben.

Für die geschlüpften Tiere gebe ich die Stadien in erster Linie mittels der Körperlänge an. Die jungen Bachforellen wurden nie gefüttert, hatten aber wohl in geringem Masse die Möglichkeit, gelegentlich ein kleines Krebschen etc. zu schnappen, was jedoch vor der Übergangsphase (s. p. 429) nicht vorkommt.

2. Die Brustflossenbewegungen vor dem Schlüpfen (im Ei und beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei).

An einer Brutserie wurden ebenfalls die Brustflossenbewegungen von Bachforellenembryonen vor dem Schlüpfen beobachtet, während die Hauptuntersuchungen an geschlüpften, bis etwa 1½ Monate alten Tieren gemacht wurden.

Nach Leghissa (1942) treten bis zu einer mittleren Länge von 9½ mm auch beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei keine Bewegungen der Brustflossen auf, auch nicht bei deren Reizung. Die Rumpfbewegungen selbst sind auf diesem Stadium schon ziemlich weit entwickelt. Erst bei einer Länge von 12 mm (Schwimmbewegungen ± voll entwickelt) beobachtete der Autor Brustflossen- und auch Atembewegungen („Mit den Mund-, Schlund- und Opercularbewegungen beginnen gleichzeitig die sehr schnellen Brustflossenkontraktionen..." (p. 674)). Auf Grund dieser Angaben begann ich vom 34. Bebrütungstag an (= ca. 265 Tgr. nach Befruchtung), d. h. etwa 17 Tage (= 135 Tgr.) vor dem Schlüpfen, einzelne Embryonen aus dem Ei zu nehmen.

Die ersten Brustflossenbewegungen im Ei selbst beobachtete ich am 37. Tag (= ca. 285 Tgr., Länge knapp 11 mm). Sie treten erst einzeln oder in kurzen Serien von wenigen (häufig 3—4) rhythmischen Bewegungen auf. Dazwischen liegen verschieden lange Pausen von 5—30 oder mehr Sekunden (bei 12—15°). Z. T. zeigen sich diese Bewegungen überhaupt nur, wenn das Ei herumbewegt oder leicht gedrückt worden ist. Vom 40. Tag an (= ca.

315 Tgr.) kann ein eigentlicher, nur noch gelegentlich unterbrochener Brustflossenrhythmus im Ei auftreten, wird aber bis zum Schlüpfen nur in einzelnen Fällen beobachtet. Häufiger wird der obige Modus der kleinen rhythmischen Bewegungsserien beibehalten.

In den letzten 5—6 Tagen (= 40—45 Tgr.) vor dem Schlüpfen konnte ich bei einigen Embryonen im Ei eigenartige, z. T. regelmässige Perioden in den Brustflossenbewegungen feststellen, in dem Sinn, dass in relativ gleichmässigen Abständen Bewegungen grösserer Amplitude und leicht erhöhter Frequenz mit Bewegungen kleinerer Amplitude und von etwas niederer Frequenz, oder aber rhythmische Bewegungen mit Stillstand abwechselten. Beispiel für die Grössenordnung (bei 15°):

Mittlere Frequenz des Brustflossenrhythmus selber	130 min^{-1}
Anzahl der Perioden pro Minute	17—20 min^{-1}

Die Herkunft dieser Perioden ist mir unbekannt und wurde auch nicht weiter verfolgt. Ausserhalb des Eies verschwinden sie sofort. Ob diese Periodenbildung in einer inneren Beziehung zu ähnlichen, bei den Hechten in einem bestimmten Stadium auftretenden Perioden, die hier im Rhythmus der Atembewegungen erfolgen (s. p. 465), steht, kann nicht gesagt werden, da im Ei keine Atembewegungen beobachtbar sind.

Aus dem Ei genommene Embryonen zeigen schon etwas früher als im Ei Bewegungen der Brustflossen, nämlich vom Alter von 33 Tagen (= ca. 265 Tgr.) an (höchstens 1—2 Tage früher). Die durchschnittliche Länge der Embryonen auf diesem Stadium beträgt knapp 10 mm.

Wird an diesem Tag ein Embryo aus dem Ei herausgeholt, so macht er oft heftig krümmende Rumpfbewegungen, die Brustflossen aber bleiben zunächst noch ruhig. Nach wenigen Minuten beginnen auch sie mit einzelnen, relativ langsamen Bewegungen, wobei die beiden Seiten noch wenig koordiniert sind, indem z. B. eine Brustflosse einmal allein schlägt, einmal beide synergistisch (statt alternierend); nur selten folgen wenige (1—3) Schläge alternierend. In diesem Stadium kann man hie und da auch schwache Bewegungen der Brustflossenfläche selbst infolge von

unrelmässigen Kontraktionen der verschiedenen Muskelfasergruppen beobachten.

Fünf Tage später (Alter von 38 Tagen = ca. 300 Tgr.) setzen 1—2 Minuten nach Befreiung aus dem Ei kleine Serien von rhythmischen, sofort beidseitig koordinierten, d. h. alternierenden Brustflossenbewegungen ein, die nach einer ungefähr gleich langen Zeitdauer in einen ununterbrochenen Rhythmus übergehen. Es treten auch einzelne schwache, aber deutliche Atembewegungen auf, die sich nur in grossen Abständen in der Grössenordnung von 1 Minute folgen. Auch in den darauffolgenden Tagen stehen die Brustflossen unmittelbar nach dem Herausnehmen des Embryos aus dem Ei still, selbst wenn sie vorher im Ei schon rhythmisch tätig waren, was vielleicht auf eine Schockwirkung durch den Milieuwechsel zurückzuführen ist. Nach diesem Stillstand setzen die rhythmischen Brustflossenschläge ein. Die Dauer dieser Pausen nimmt mit fortschreitender Entwicklung rasch ab, schliesslich (noch vor dem Zeitpunkt des natürlichen Schlüpfens) verschwinden sie. Die Brustflossenbewegungen können auch vorübergehend gehemmt werden, wenn der Embryo einmal eine kürzere oder längere Serie von rhythmischen Schwimmbewegungen (Schlängeln) „an Ort" ausführt. Dabei werden die Brustflossen an den Rumpf angelegt. Diese Hemmung überdauert kurz die Rumpfbewegungen.

Aus 7 kurzen Reihen von Frequenzmessungen, die ich vom 40. Tag an (= ca. 315 Tgr.), über die letzten 10 Tage vor dem Schlüpfen verteilt, vornahm, geht eindeutig hervor, dass der Brustflossenrhythmus im Ei nur etwa halb so schnell ist als nach einiger Zeit ausserhalb des Eies:

	Durchschnittliche Frequenz bei 15°
Im Ei oder unmittelbar nach Herausnahme des Embryos	rd. 140 min^{-1}
Nach mehr als 10 Minuten ausserhalb des Eies	rd. 300 min^{-1}

Der Endwert der Frequenz wird mit einer schätzungsweisen Beschleunigung von durchschnittlich 15 min^{-2}, also nach ca. 10 Minuten erreicht. Die gleiche Beobachtung machte ich auch an einem spontan schlüpfenden Tier (Zahlen oben inbegriffen).

Welche Faktoren für diesen grossen Unterschied der Brustflossenfrequenz im Ei und ausserhalb des Eies verantwortlich zu

machen sind, kann nicht gesagt werden. In diesem Zusammenhange sei noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht, da er vielleicht in dem eben genannten Phänomen auch eine grosse Rolle spielt. Das ist die relative Enge des freien Raumes zwischen Keim und Eihülle, die dem Forellenembryo grösstenteils dicht anliegt. Dadurch sind die Brustflossen im Ei an der vollen Entfaltung ihrer Bewegungen gehindert.

3. Die Brustflossenbewegungen nach dem Schlüpfen.

Hinsichtlich der Entwicklung der Brustflossenbewegungen der Bachforellen nach dem Schlüpfen habe ich drei Phasen unterschieden (die Längen- und Altersangaben sind Durchschnittswerte):

A. Die 1. Phase (Länge der Tiere ca. 15—21 mm, Alter ca. 0—20 Tage (= 0—160 Tgr.)) ist ausgezeichnet durch einen ununterbrochenen Brustflossenrhythmus am ruhigen Tier, wie wir ihn teilweise schon von den künstlich aus dem Ei befreiten Embryonen her kennen. Prinzipiell gehören auch bereits diese Brustflossenbewegungen vor dem Schlüpfen zur 1. Phase, so dass sie also eigentlich bei 10—11 mm langen Embryonen beginnt. Wenn aber nichts Spezielles gesagt wird, soll im Folgenden „1. Phase" immer den Hauptteil der 1. Phase *nach* dem Schlüpfen bedeuten, da diesem vor allem unser Interesse gilt.

B. Die Übergangsphase (Länge der Tiere ca. 21—25 mm, Alter ca. 21—41 Tage (= 170—330 Tgr.)): Auch während dieser Phase gehen am völlig ruhigen Tier rhythmische Bewegungen der Brustflossen, wenn auch mit immer schwächerer Intensität, ununterbrochen weiter. Daneben aber beginnt sich schon der für die adulte Forelle typische Bewegungsmodus zu zeigen, indem nun diese Flossen in den allgemeinen Bewegungsapparat eingeschaltet werden.

C. In der 2. Phase (Länge der Tiere über 25 mm) treten nur noch in dessen Rahmen Bewegungen an den Brustflossen auf; beim völlig ruhigen Tier zeigen sie keinen Rhythmus mehr, im Gegensatz zur 1. Phase und zur Übergangsphase, wo auch bei

voller Ruhe des Tieres rhythmische Bewegungen der Brustflossen weitergehen.

Um diese letztgenannten von anderen Bewegungen, die sich ihnen überlagern können, begrifflich möglichst klar abzutrennen, sollen sie im Folgenden als „Ruherhythmus" bezeichnet werden, wobei ich unter Ruhe Stillsein des Tieres bei Abwesenheit von irgend welchen Bewegungen der Rumpfmuskulatur verstehe.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit lag nur eine Untersuchung der 1. Phase und der Übergangsphase, da vor allem die 1. Phase das Auffallende und Besondere an den jungen Forellen darstellt, während die 2. Phase schon Adultcharakter hat.

Lage und Stellung der Brustflossen am Rumpf. — Da der Schultergürtel, an dem die Brustflossen inserieren, bei den Fischen den Abschluss der Kiemenregion bildet, sitzen sie äusserlich von ihrem Funktionsbeginn an umittelbar hinter der Kiemenöffnung. Obwohl sie seitlich am Rumpf auf dem Niveau des Übergangs in den Dottersack stehen, ist ihre Lage bei frisch geschlüpften Forellen infolge des grossen Umfanges des Dottersackes scheinbar stark dorsal.

Anfänglich sind die rundlichen und durch eine einheitliche, basale Skelettplatte gestützten Brustflossen nach hinten gerichtet und stehen im Mittel nur wenig vom Rumpfe ab. Mit der allmählichen Entwicklung der Flossenstrahlen in der 2. Hälfte der 1. Phase wächst der durchschnittliche Winkel zwischen Brustflossenfläche und Körper. Zugleich wandern die Flossen infolge der Resorption des Dottersackes langsam ventralwärts (dieser Vorgang wurde schon von Harrison (1895) beschrieben). Mit dieser Wanderung der Brustflossen geht auch eine langsame Stellungsänderung einher. Bei einer Körperlänge von ca. 20—21 mm bilden sie leicht gekrümmte Flächen, die so vom Rumpf abstehen, dass ihre distalen Enden ungefähr der Sagittalebene des Tieres parallel sind. Da die Resorption des Dottersackes auf diesem Stadium höchstens einen Drittel erreicht hat, stehen die Flossen noch seitlich. Sie werden dann mit fortschreitender Entwicklung weiter gedreht, so dass sie in der Übergangsphase bei 22—24 mm langen Tieren schräg nach oben vom Körper abstehen und ihre Flächen hauptsächlich nach hinten-oben schauen. Es ist dies die Zeit, wo eine Brustflosse in Ruhe dem Tier in schräger Lage als Stütze dient. Die Insertionsstelle ist schon weitgehend ventral.

Bei 24 und mehr mm langen Bachforellen sind die beiden Flossen, die eine entfernt dreieckige (abgerundete) Form angenommen haben, horizontal ausgebreitet und liegen in einer Ebene, die sich am besten als ventrale Tangentialebene des Körpers charakterisieren lässt. Vom Dottersack sind zunächst noch Reste vorhanden, die aber bald verschwinden. So können nun beim ruhenden Tier beide Flossen ihre Stützfunktion gemeinsam erfüllen (s. p. 437).

In der 2. Phase geht die Drehung der Vorderextremitäten vorerst noch etwas weiter, sodass sie auch in Ruhe ein wenig schräg nach unten gerichtet sind.

Amplitude des „Ruherhythmus" der Brustflossen. — In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist die distale Fläche der Brustflosse zart und weich infolge Fehlens der Flossenstrahlen und sehr durchsichtig, so dass es sehr schwierig ist, eine bestimmte Aussage über die Amplitude des Rhythmus zu machen. Die Flossen scheinen beim normal liegenden Tier in dieser Zeit zwischen einer vom Rumpf halb abstehenden und einer diesem fast anliegenden Stellung hin und her zu schwingen. Erst bei einer Körperlänge von über 20 mm, wenn die Brustflossenfläche durch die sich entwickelnden Flossenstrahlen stabiler wird, wird es möglich, Veränderungen an der Amplitude der Bewegungen einigermassen festzustellen. Man beobachtet nun, dass die Amplitude des „Ruherhythmus" an der normal liegenden, jungen Bachforelle mit weiterer Entwicklung im Durchschnitt, wenn auch mit sehr grossen individuellen Unterschieden, schon am Ende der 1. Phase und dann besonders in der Übergangsphase allmählich abnimmt. So ist der „Ruherhythmus" schliesslich nur noch angedeutet und verschwindet bei Längen von über 25—25½ mm ganz, d. h. bei vollständiger Ruhe zeigt dann die Forelle (die dabei in Schwimmlage auf der Unterlage liegt) keine Brustflossenbewegungen mehr. Dies kennzeichnet den Beginn der 2. Phase.

Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen. — Die Frequenz, die sich im Laufe der Entwicklung ändert, wurde nicht an Einzeltieren zeitlich verfolgt, sondern ihre Änderung wurde statistisch durch Messungen an möglich vielen Individuen untersucht. Den Einzelzahlen, aus denen für die verschiedenen Stadien jeweils der Mittelwert gewonnen wurde, liegen je 3—5 Auszählungen an einem Tier zugrunde. Die allgemeine

Variationsbreite der Frequenz ist sehr gross und beträgt im Mittel 106 min^{-1}. Da aber die Extremwerte, aus denen sie berechnet wird, für die einzelnen Stadien nur zufälligen Charakter haben, wurde jeweils die Streuung oder mittlere quadratische Abweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{n\text{-}1}}$ ausgerechnet (d = Abweichung der Einzelwerte vom Mittelwert, n = Anzahl der Einzelwerte = Anzahl der gemes-

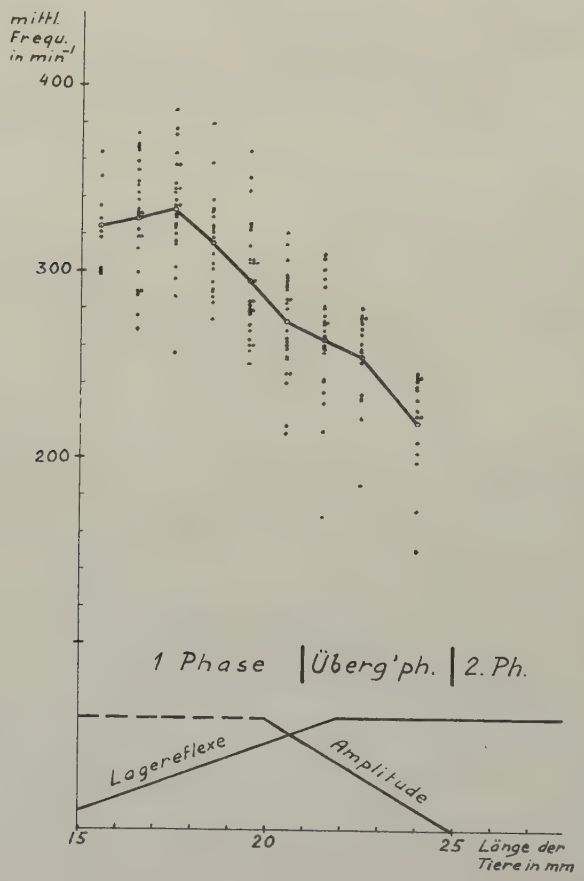

Abb. 1.

Oben: Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen im Laufe der Entwicklung (Kurvenpunkte = Mittelwerte. Die übrigen Punkte zeigen die Verteilung der Einzelwerte).

Unten: Schema der entsprechenden Änderung der Amplitude und der Entwicklung der Lagereflexe.

Tabelle 1.

Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen (bei 15°) im Laufe der Entwicklung während der ersten Phase und der Übergangsphase (Messungen bei 13—16°, die Werte auf 15° umgerechnet).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwert der Frequenz in min^{-1}	Streuung der Frequenz in min^{-1}	Anzahl der gemessenen Tiere (n)
Erste Phase:			
15—16	**324**	21	11
16—17	**328**	29	27
17—18	**333**	29	26
18—19	**315**	26	21
19—20	**295**	29	28
20—21	**273**	28	26
Übergangsphase:			
21—22	**263**	31	25
22—23	**254**	24	19
23—25	**218**	28	15

senen Tiere). Diese gibt ein genaueres Mass für die wirkliche Variation der Frequenz. Die Streuung oszilliert zwischen 21 und 31 min^{-1} und beträgt im Durchschnitt 27 min^{-1} (s. Tab. 1).

Die individuelle Frequenzschwankung während eines grösseren Zeitintervalles wurde, wie gesagt, nicht berücksichtigt. Auch über die momentane individuelle Variationsbreite (d. h. innerhalb der kurzen Zeitdauer der 3—5 Messungen pro Individuum) kann nicht viel ausgesagt werden, da in ihrem Wert (Durchschnitt 15—20, Maximum ca. 50 min^{-1}) auch der Fehlerbereich der Messungen mitenthalten ist.

Wenn der für die 1. Phase typische ununterbrochene „Ruherhythmus" der Brustflossen wenige Minuten nach dem Schlüpfen seine volle Frequenz erreicht hat, beträgt diese bei 15—16 mm langen Tieren durchschnittlich 324 min^{-1}. Sie steigt mit zunehmender Körpergrösse noch unmerklich an bis zu einem Maximum bei 17—18 mm: 333 min^{-1}. Da die Streuung sehr gross ist, scheint dieser Anstieg nicht von Belang zu sein, so dass also die mittlere Frequenz von 15 bis 18 mm praktisch konstant bleibt. Dann fällt

sie mit dem weiteren Wachstum der jungen Bachforellen mehr oder weniger linear ab auf 218 min^{-1} bei 23—25 langen Tieren, mit einem durchschnittlichen Gefälle von — 17 min^{-1}/mm. Interessanterweise ist dabei das Produkt aus mittlerer Länge der Tiere und mittlerer Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen annähernd konstant, so dass also der durchschnittliche Frequenzabfall von 18 mm an der Theorie von der biologischen Ähnlichkeit entsprechend erfolgt (s. Abb. 1).

Von etwa 24 mm Körperlänge an wird der „Ruherhythmus" der Brustflossen immer undeutlicher und ist nicht mehr leicht zu zählen. Die Frequenz sinkt aber nicht auf Null ab, sondern der „Ruherhythmus" verschwindet bei 25—25½ mm infolge Nullwerdens der Amplitude.

Lagereflexe und Brustflossenbewegungen. — Wird ein adulter Fisch, oder in unserem Falle ein Bachforelle, die die 2. Phase ihrer Brustflossenbewegungen erreicht hat, um seine Längsachse leicht aus seiner Normalhaltung gedreht, so werden dadurch Lagereflexe ausgelöst, die u. a. die Stellung der Brustflossen ändern: die Flosse derjenigen Seite, nach der gedreht wird, wird abgespreizt, die andere auf der Gegenseite wird angelegt.

Diese Lagereflexe kann man in ersten Andeutungen schon bei der frisch geschlüpften Bachforelle beobachten: bei *starkem* Drehen des Tieres um seine Längsachse, und nur während der Bewegung selber, schwingt die Brustflosse der Drehseite mehr abgespreizt, diejenige der Gegenseite angelegt. Dies sind Änderungen, die über einfache passive Bewegungen (etwa infolge der Weichheit der Flossen) hinausgehen. Von diesen ersten Anfängen bei 15 –16 mm Körperlänge an nimmt die Intensität dieser Lagereflexe im Durchschnitt mit dem Wachstum der Tiere allmählich zu, um zu Beginn der Übergangsphase bei ungefähr 22 mm Länge ihren vollen Entwicklungsgrad zu erreichen. Von da an treten bei der geringsten Abweichung aus der normalen Haltung, nicht nur während des Drehens wie in den ersten Tagen, die typischen kompensatorischen Brustflossenbewegungen auf. Daher kommt in der Übergangsphase der eigentliche, d. h. ungestörte, „Ruherhythmus" der Brustflossen nur noch bei in völliger Normalhaltung daliegenden Tieren vor.

Schon früh ist beim Drehen eines Tieres häufig auch eine gleichzeitige leichte Einkrümmung des Rumpfes auf die Drehseite

hin zu beobachten, bei genügender Stärke des durch die Lageänderung verursachten Reizes sieht man ebenfalls rhythmische Schlängelbewegungen, die mehr oder weniger koordiniert mit den dann verstärkten statischen Brustflossenbewegungen ablaufen.

Der Wasserstrom, der durch den „Ruherhythmus" der Brustflossen erzeugt wird. — Sobald die Bachforelle geschlüpft ist, wird durch die ununterbrochenen rhythmischen Bewegungen ihrer Brustflossen ein relativ kräftiger Wasserstrom erzeugt. Mit einem Tropfen Tuschesuspension oder Methylenblaulösung kann er leicht sichtbar gemacht werden: hinter der Brustflosse bilden sich dicht hintereinander gelagerte Farbstreifen (in Wirklichkeit -flächen) senkrecht zur Strömungsrichtung, die durch ihre Anordnung zugleich die rhythmische Erzeugung des Wasserstromes andeuten. So erkennt man, dass die Strömung von vorne kommend die Kiemenregion berührt und nach hinten zu ein kurzes Stück der Rumpfseiten und den vorderen und mittleren Teil der oberen Dottersackfläche bestreicht, die allgemein unter ihrer Hülle reichlich Blutgefässe enthält. Die Hauptströmung wird hingegen unter einem kleinen Winkel (Grössenordnung: 30°) vom Körper weggetrieben.

Dieser durch den „Ruherhythmus" erzeugte Wasserstrom, der uns hier allein interessiert, ändert sich im Laufe der Entwicklung in seiner Form nur wenig. Während der Hauptstrom beim (durch zwei Steinchen) normal gestellten Tier in den ersten Tagen horizontal schräg nach aussen verläuft, richtet er sich mit der Zeit leicht nach unten, mehr die Dottersackseiten bestreichend. Seine Geschwindigkeit nimmt allmählich ab. Trotzdem seine Form relativ gleich bleibt, treten doch Änderungen in seiner Erzeugung auf: am Anfang wird er durch die mehr oder weniger gleichmässigen rhythmischen Bewegungen der ganzen Brustflossenfläche angetrieben; beim Flacherwerden der Stellung der Brustflossen geschieht dies durch ein Bewegungsgefälle auf der Flossenfläche selbst, derart, dass der Vorderrand nur wenig bewegt wird, während die Hauptbewegung in der hinteren distalen Partie erfolgt.

Mit abnehmender Amplitude und Frequenz des „Ruherhythmus" vermindert sich natürlich auch die Intensität der Wasserströmung immer mehr. Mit zunehmender Dottersackresorption streicht sie gegen Ende der Übergangsphase beim normalliegenden

Tier immer mehr dem Boden entlang; dabei ist sie aber schon sehr schwach geworden.

Während der 1. Phase ist die Wasserströmung, wenn das Tier auf der Seite liegt, auf der unteren Seite meist stark abgeschwächt durch die Unterlage, die die Bewegungen der unteren Brustflosse teilweise einschränken und den Strom selbst abbremsen kann.

Die Brustflossenbewegungen im Rahmen des allgemeinen Verhaltens. — Frisch geschlüpfte Bachforellen sind in ihren ersten Lebenstagen ausserhalb des Eies wegen ihres mächtigen Dottersackes ziemlich hilflose Wesen. Meist liegen sie ruhig auf der Seite am Boden (auf körnigem oder kiesigem Untergrund z. T. auch in ± normaler oder schräger Lage). Daher fallen an diesen Tierchen um so mehr die ständigen rhythmischen Bewegungen der relativ grossen, zarten Brustflossen auf. Am deutlichsten sind sie sichtbar an Tieren, die in Normalhaltung daliegen. In Seitenlage kann es auch vorkommen, dass die obere Brustflosse nur unvollkommene Schwingungen macht, da sie infolge ihrer weichen Beschaffenheit mehr dem Rumpf anliegt. Von Zeit zu Zeit läuft auch eine Welle von wenigen rhythmischen Bewegungen über den Rumpf. Durch diese Tätigkeit werden oft die Brustflossen in ihren Bewegungen beeinflusst, indem sie dann mehr dem Rumpf angelegt werden und ihr Rhythmus nur mit kleiner Amplitude weitergeht; es kann auch zu einer kurzen Hemmung in angelegter Stellung kommen. Gelegentlich schwimmt ein Fischchen sehr unbeholfen eine kurze Strecke weit.

Nur in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist diese Hilflosigkeit so ausgesprochen, solange der Dottersack noch plump ist. Sie nimmt allmählich ab, wenn dieser eine länglichere Form angenommen hat, und die Lagereflexe intensiver werden. Mit 20 mm Länge (Alter: ca. 15 Tage (= 120 Tgr.)) ist das Schwimmen schon viel sicherer und häufiger geworden, und die Tiere wehren sich, wenn sie zur Ruhe kommen, anfangs mit entsprechenden statischen Rumpf- und Brustflossenbewegungen gegen das Umsinken, was ihnen aber auf glatter Unterlage nicht lange gelingt. Sie liegen dann wieder ruhig auf der Seite und machen nur gelegentlich einige rhythmische Rumpfbewegungen, während die Brustflossen ununterbrochen weiterschwingen. Im Zuchttrog drängen sich die Tiere schon früh in den dunkeln Ecken zusammen.

Aus Beschreibungen von Hein (1906) zu schliessen, ist dieser frühzeitige Beginn eines lebhafteren Verhaltens der Bachforellenbrut vielleicht durch die starken Störungen bei der Beobachtung und durch das Licht provoziert und scheint bei Dunkelzuchten und in der Natur nicht in diesem Masse die Norm zu sein.

Mit Beginn der Übergangsphase der Brustflossenbewegungen ändert sich das allgemeine Verhalten der etwa 21—22 mm langen Bachforellen grundlegend. Sie versuchen plötzlich aktiv Normalhaltung einzunehmen (mit „normal" soll auf allen Stadien die Lage oder Haltung des Tieres bezeichnet werden, die für den Adultfisch die normale Schwimmhaltung ist). Bei der Fixierung dieser zunächst noch unvollkommenen Normalhaltung der am Boden liegenden Tiere dienen die Brustflossen als Stützen, in der ersten Zeit jedoch nur eine der beiden, da der Dottersack, der noch nicht einmal ganz auf das halbe Volumen reduziert ist (nach Hein, 1906), die Benutzung beider verhindert. Durch die leicht schräge Stellung werden die jetzt vollentwickelten Lagereflexe ausgelöst, und die Brustflosse derjenigen Seite, nach der das Fischchen ein wenig geneigt ist, wird infolgedessen flach horizontal abgespreizt, wodurch sie zu einer wirksamen Stütze wird, die sich kräftig gegen die Unterlage stemmt. Zugleich sind ihre Bewegungen fast ganz gehemmt, während die Flosse der Gegenseite noch im üblichen „Ruherhythmus", mit kleiner Amplitude weiterschlägt.

Erst von einer Länge von 24 mm an werden beide Brustflossen als Stützen benützt. Der Dottersack ist bis auf Reste resorbiert, wodurch sie ganz auf die Ventralseite gerückt sind. Beide sind jetzt flach horizontal ausgebreitet und garantieren dadurch die vollständig normale Haltung des Tieres, wenn es ruhig am Boden liegt. Dies ist nur bei relativ stillem Wasser der Fall; bei bewegtem Wasser halten sich die Tiere durch entsprechende Bewegungen des Rumpfes, der Brust- und anderen Flossen frei schwebend. Auf diesem Stadium, nämlich gegen Ende der Übergangsphase, ist der Ruherhythmus nur noch schwach angedeutet und verschwindet bald ganz.

Mit dem Beginn der 2. Phase bei ca. 25 mm langen Bachforellen scheint das allgemeine Verhalten, wie die Brustflossenbewegungen, seinen endgültigen Charakter angenommen zu haben.

Brustflossenbewegungen und Schwimmen. — Am Anfang der 1. Phase werden die Brustflossen beim Schwim-

men häufig einfach angelegt. Wie und ob der Rhythmus dabei weitergeht, ist nicht genau zu sehen.

Die ersten Anzeichen einer Einbeziehung der Vorderextremitäten in den allgemeinen Bewegungsapparat scheinen darin zu bestehen, dass von einer Länge von ca. 20 mm an beim gelegentlichen Schwimmen der Tiere, so weit es überhaupt einigermassen abgeschätzt werden kann, eine weitgehende Übereinstimmung der Frequenzen und eine Koordinierung der Brustflossen- und der Schlängelbewegungen des Rumpfes auftritt.

Da die Forellen, bevor sie die normale Körperhaltung annehmen, nur gelegentlich und auch nachher in ruhigem Wasser nicht ausdauernd schwimmen, habe ich nur drei Zahlenpaare aus der Übergangsphase für die Frequenzen des „Ruherhythmus" der Brustflossen und der Schwimmbewegungen des Rumpfes:

Länge des Tieres	Frequenz des „Ruherhythmus" (Brustflossen)	Frequenz der Schwimmbewegung (Rumpf)	(Temp. 15°)
22 mm	275 min^{-1}	272 min^{-1}	(langsames Schwimmen)
24 »	243 »	310 »	(lebhaftes Schwimmen)
25,5 »	208 »	309 »	

Wenn also die Brustflossen beim Schwimmen anscheinend im gleichen Rhythmus schlagen wie die Rumpfbewegungen, so wird am Anfang der Übergangsphase die Frequenz gegenüber dem „Ruherhythmus" kaum geändert, wird aber mit dem Sinken von dessen Frequenz immer mehr modifiziert durch ein „Einfangen "von Seiten der Rumpfbewegungen. In Wirklichkeit sind die Verhältnisse aber komplizierter. So ändern sich z. B. die Amplituden der beiden Bewegungen nicht einfach gleichsinnig.

Sobald die Forellen beginnen, aktiv Normalhaltung anzunehmen (zu Beginn der Übergangsphase), werden die Brustflossen schon vollständig in den Bewegungsapparat eingeschaltet, obwohl in Ruhe noch unabhängig rhythmische Bewegungen, der „Ruherhythmus", weitergehen. Diese können aber jederzeit abgelöst

	Erste Phase	Übergangs-phase	Zweite Phase
Körperlänge (mm)	ca. 15—21	ca. 21—25	25—...
Alter in Tagen (8°) in Tagesgraden	ca. 0— 20 0—160	ca. 21— 41 170—330	
„Ruherhythmus“ (s. p. 430)	+	+	—
Lage der Brustflossen am Rumpf	seitlich	ventralwärts gerückt	ventral
Stellung der Brustflossen	± abstehend	schräg bis horizontal	horizontal bis schräg nach unten
Amplitude des „Ruherhythmus“	—	abnehmend	—
Frequenz des „Ruherhythmus“	1. Hälfte: ca. 330 min^{-1}, dann abnehmend	weiter abnehmend auf ca. 220 min^{-1}	—
Lagereflexe	sich entwickelnd	± voll entwickelt...	
Erzeugter Wasserstrom	rel. kräftig, gegen Ende abnehmend	schwächer, weiter abnehmend	—
Allgemeines Verhalten	Tiere meist ruhig, in beliebiger Lage	Tiere lebhafter, auch in Ruhe in Normalhaltung	± Adultverhalten
—	—	eine, dann beide	Brustflossen als Stützen
Einbeziehung der Brustflossen in den allgemeinen Bewegungsapparat	—	noch unvollständig	vollständig
Ernährungsphysiologischer Zustand der Tiere [1] (s. p. 460)	Dottersackperiode ohne Hunger	mit relativem Hunger (Brut nicht gefüttert)	Dotter resorbiert, absoluter Hunger

[1] Nach Kronfeld und Scheminsky (1926).

werden durch Bewegungen, die unter der Kontrolle höherer Impulse stehen, wie sie auch schon früher durch Lagereflexe momentan modifiziert werden. Während die Amplitude des „Ruherhythmus" immer mehr vermindert wird, kann sie bei den Lokomotionsbewegungen der Brustflossen wieder alle Grössen annehmen, je nach den nervösen Impulsen aus den höheren Zentren.

Wenn die 2. Phase erreicht ist, führen die Brustflossen überhaupt nur noch im Rahmen des allgemeinen Bewegungssystems Bewegungen aus; beim ruhigen Tier stehen sie daher still.

Zusammenfassung: s. Übersichtstabelle über die wichtigsten Entwicklungsänderungen der Brustflossenbewegungen der Bachforelle nach deren Ausschlüpfen aus dem Ei, p. 439.

IV. EINIGE EXPERIMENTELLE DATEN

1. Wirkung von M.S. 222 auf die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen.

(Experimentelle Abgrenzung der 1. Phase von der Übergangsphase.)

M.S. 222 ist ein Narkotikum für poikilotherme, aquatile Wirbeltiere und in Wasser gut löslich (Rothlin, 1932). Es ist das methansulfosaure Salz des m-Amino-benzoesäure-äthylesters (isomer zum Anästhesin) [1].

Auf Grund von Resultaten aus anderen Vorversuchen mit M.S. 222 versuchte ich, mit Hilfe dieses Narkotikums auch auf experimentlelem Weg die 1. Phase der Brustflossenbewegungen von der Übergangsphase abzugrenzen. Die Versuche wurden bei meist 13—15° durchgeführt. Zuerst wurde die Frequenz des „Ruherhythmus" in frischem Wasser ausgezählt, dann wurden den ca. 100 cm^3 Wasser, in dem die junge Bachforelle sich befand, 4—5 Tropfen einer 1% Lösung von M.S. 222 zugefügt, und der Brustflossenrhythmus nach wenigstens 15 Minuten wieder ausge-

[1] Der Herstellerfirma, Sandoz A.-G., Basel, die der Zoologischen Anstalt Basel dieses Narkotikum in freundlicher Weise ständig zur Verfügung stellt, sei auch an dieser Stelle dafür bestens gedankt.

zählt (beide Male an dem durch zwei Steinchen normal gestellten Tier). Dieser Zusatz von M.S. 222 entspricht einer Konzentration von 0,025—0,03‰ und lähmt die Brustflossenbewegungen noch nicht (minimale Lähmungskonzentration für die spontanen Brustflossenbewegungen ca. 0,04‰). Pro Tier wurden meist je 5 Zählungen von je rund 20 Sekunden Dauer gemacht und daraus das Mittel genommen.

Tabelle 2.

Änderung der normalen Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der jungen Bachforelle durch 0,025—0,03‰ M.S. 222, angegeben als Differenz der Frequenzen in M.S. 222 und in frischem Wasser (normale Frequenzen s. Tab. 1, p. 433).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte der Frequenzdifferenzen in min^{-1}	Streuung der Frequenzdifferenzen in min^{-1}	Anzahl der gemessenen Tiere (n)
Erste Phase:			
16—18	— **4**	29	14
18—19	**15**	26	18
19—20	**31**	31	15
20—21	**54**	28	14
Übergangsphase:			
21—22	**19**	36	15
22—23	**15**	40	10
23—25	**45**	40	16

Wie aus den Zahlen der Tabelle 2 hervorgeht, findet im Durchschnitt meist ein Ansteigen der Frequenz des Brustflossenrhythmus bei Zusatz von M.S. 222 statt. Da dabei wieder keine Einzeltiere in der Entwicklung verfolgt wurden, handelt es sich auch um ein rein statistisches Verhalten, hinter dem sich grosse individuelle Unterschiede verbergen. Angesichts der Grösse dieser Streuung, die noch etwas grösser ist als diejenige der normalen Frequenzen (im Durchschnitt 33 min^{-1}, gegenüber 27), könnte man daran zweifeln, ob die Mittelwerte der Frequenzdifferenzen wirklich in erster Annäherung eine gewisse Gesetzmässigkeit ausdrücken. Doch scheinen zwei Sachverhalte dafür zu sprechen, dass dies

zutrifft und dass wirklich ein Entwicklungsvorgang in Form von bestimmten, vorläufig unbekannten nervenphysiologischen Veränderungen zugrunde liegt: 1. Es ist eine gewisse Parallelität zu ähnlichen Frequenzänderungen durch M.S. 222 bei den Atembewegungen festzustellen, die weiter unten besprochen werden sollen (p. 443 ff.). 2. Betrachtet man die Zahlenwerte für die mittleren Brustflossenfrequenzen in M.S. 222 selber, so beobachtet man einen auffallenden Sprung auf einem Entwicklungsstadium, wo ich auf Grund meiner Beobachtungen, unabbhängig von diesen

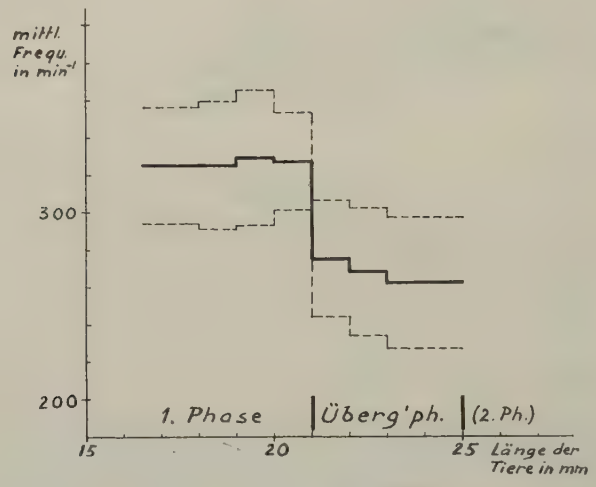

Abb. 2.

Mittlere Frequenz des Brustflossenrhythmus der jungen Bachforelle in 0,025—0,03‰ M.S. 222 bei 15° auf verschiedenen Entwicklungsstadien (die gestrichelten Linien geben die Streuung an).

Versuchen ungefähr das Ende der 1. Phase der Brustflossenbewegungen ansetzte. Tabelle 3 zeigt dies deutlich, ebenso das Kurvenbild der Abbildung 2 (bei diesem wurde ausnahmsweise eine andere Darstellung (Treppenkurve) gewählt, um das Wesentliche besser hervorzuheben).

In M.S. 222 zeigt sich also im statistischen Mittel zuerst ein Konstantbleiben der Frequenz bei ca. 325 min^{-1}, und zwar im Gegensatz zur normalen Frequenz (in frischem Wasser) bis zum Ende der 1. Phase, dann ein plötzliches Absinken auf einen nie-

Tabelle 3.

Brustflossenfrequenz der jungen Bachforelle in 0,025—0,03‰ M.S. 222 bei 15°.

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte der Frequenz in min^{-1}	Streuung	Anzahl der gemessenen Tiere (n)
Erste Phase:			
16—18	**325**	31	14
18—19	**325**	34	18
19—20	**329**	36	15
20—21	**327**	26	14
Übergangsphase:			
21—22	**275**	31	15
22—23	**268**	34	10
23—25	**262**	35	16

deren Wert, ca. 270 min^{-1}, der während der ganzen Übergangsphase praktisch fast konstant bleibt, was auch wieder vom normalen Verhalten abweicht. Die spezielle Form dieses Verhaltens der Brustflossenfrequenz in M.S. 222 mag vielleicht etwas zufällig sein; doch gestattet sie eine quantitative Trennung von 1. Phase und Übergangsphase, wenn auch rein statistischer Art.

Vergleich mit dem Verhalten des Atemrhythmus bei Zusatz von M.S. 222. — Um die Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen durch M.S. 222 besser beurteilen zu können, wurde — mit Ausnahme der ersten paar Versuche — zu den meist 5 Auszählungen der Brustflossenfrequenz auch 1 Auszählung der Atemfrequenz vorgenommen (hier sind Zählfehler und individuelle, momentane Frequenzvariation gering, so dass 1 Messung pro Tier genügt).

Zu den Werten der normalen Atemfrequenz (s. Tab. 4, letzte Kolonne) sei noch erwähnt, dass ich nur in frühen Stadien zwischen 15 und 19 mm mit zunehmender Länge der jungen Bachforelle ein Ansteigen der Atemfrequenz und dann bis 24 mm eine auffallende Konstanz feststellte, im Gegensatz zu Andersen (1930), der ein weiteres Ansteigen mit zunehmender Länge der Tiere fand. Worauf

diese Diskrepanz zurückzuführen ist, ob z. B. auf Rassenunterschiede, ist mir unbekannt.

Die Frequenzänderungen der Atembewegungen durch M.S. 222 sind absolut genommen klein, wie Tabelle 4 zeigt. Vergleicht man diese Werte mit den entsprechenden beim Brustflossenrhythmus, so erscheint eine gewisse Parallelität zwischen den beiden Zahlenreihen. Diese Parallelität wird aber erst deutlicher, wenn man nicht die absoluten, sondern die relativen Werte der Differenzen, die ja allein biologisch sinnvoll sind, miteinander vergleicht. In diesem Fall sind die entsprechenden Zahlen z. T. sogar grössenordnungsmässig gleich gross (s. Abb. 3).

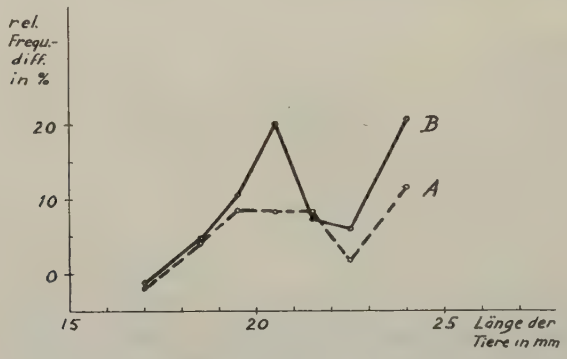

Abb. 3.

Vergleich des Brustflossen- und Atemrhythmus der jungen Bachforelle in Bezug auf ihre Frequenzänderung durch 0,025—0,03‰ M.S.222 auf verschiedenen Entwicklungsstadien: Vergleich der relativen Differenzen der mittleren Frequenzen in M.S.222 und frischem Wasser (A = Atem-, B = Brustflossenrhythmus).

Diese auffallende Ähnlichkeit in der Frequenzbeeinflussung der beiden Rhythmen durch M.S. 222 zeigt: 1. dass das betreffende Resultat am Brustflossenrhythmus keine Zufälligkeit sein kann, worauf schon oben hingewiesen worden ist, und 2. dass während der 1. Phase und der Übergangsphase, insbesondere in jenen Stadien, wo sich die beiden Phasen ablösen, sich ganz allgemein im Nervensystem bestimmte Entwicklungsvorgänge abspielen. Eine Stütze für diesen Schluss bieten wenige, nicht weiter verfolgte Narkose-Versuche mit M.S. 222: es wurde die minimale M.S. 222-Konzentration bestimmt, in der bei den jungen Bachforellen

Tabelle 4.

Änderung der normalen Frequenz der Atembewegungen der jungen Bachforelle durch 0,025—0,03‰ M.S. 222, angegeben als Differenz der Frequenz in M.S. 222 und frischem Wasser (normale Frequenzen in der letzten Kolonne).

Stadium: Länge der Tiere in mm	Mittelwerte der Frequenzdifferenzen in min^{-1}	Streuung	Anzahl der gemessenen Tiere (n)	Mittelwerte der normalen Atemfrequenz
16—18	— **2**	3	10	103
18—19	**5**	9	15	122
19—20	**10**	9	15	118
20—21	**10**	6	14	121
21—22	**10**	9	14	118
22—23	**2**	19	9	121
23—25	**14**	18	15	121

durch Kneifen der Schwanzflosse mit einer Pinzette keine Rumpfbewegungen mehr reflektorisch ausgelöst werden konnten. Diese Bestimmung war sehr unsicher in der 1. Phase der Brustflossenbewegungen, hingegen völlig eindeutig in der Übergangsphase (und 2. Phase), da erst hier die Reaktionen der narkotisierten Tiere eindeutig eintraten oder ausblieben.

Eine Interpretation der besprochenen M.S. 222-Versuche ist vorläufig unmöglich, da über die genaue Wirkungsweise dieses Kaltblüternarkotikums noch nichts bekannt ist.

2. Die Wirkung von CO_2 auf die Brustflossenfrequenz in der frühen 1. Phase (nach dem Schlüpfen).

Im Zusammenhang mit dem später zu diskutierenden Problem der möglichen Bedeutung der ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der 1. Phase, speziell der ersten Tage nach dem Schlüpfen der Bachforellen, als Atemhilfseinrichtung, war es von Interesse zu wissen, ob die Frequenz des Brustflossenthythmus der

frühen 1. Phase durch CO_2 verändert würde, und in dieser Beziehung das Verhältnis zu den Atembewegungen zu kennen.

Bei dieser Art der Fragestellung war es nicht notwendig, mit bekannten CO_2-Konzentrationen zu arbeiten. Als grobes Mass dafür wurde die Erhöhung der Atemfrequenz genommen. Alle Versuche wurden als Einzelversuche gemacht, bei einer möglichst konstanten Temperatur zwischen 13 und 15°. Die junge Bachforelle befand sich jeweils in ca. 100 cm^3 frischem, vorher während wenigen Minuten durchlüftetem Wasser. Zu den drei Frequenzzählung am Brustflossenrhythmus (mehr wurden nicht gemacht, um möglichst konstante Bedingungen während den Messungen zu haben) wurden jeweils noch zwei solche an den Atembewegungen ausgeführt, meist vor und nach jenen je eine. Dann wurden wenige Kubikcentimeter CO_2-haltiges Wasser hinzugegeben, das durch Durchperlenlassen von CO_2 aus einer Bombe gewonnen wurde. Wenn das Tier nicht zu unruhig wurde, wurde nach ½—1, sonst nach 3 oder selten wenig mehr Minuten die Brustflossenfrequenz wieder dreimal ausgezählt. Wieder wurde zweimal, meist am Anfang und am Schluss der anderen Zählungen, die Atemfrequenz bestimmt. Da es, wie früher erwähnt, sehr schwierig und z.T. fast unmöglich ist, in der frühen ersten Phase wegen der Zartheit und Transparenz der Brustflossen eine bestimmte Aussage über die Amplitude ihrer Bewegungen zu machen, wurde in diesen Versuchen die Amplitude nicht berücksichtigt (grosse Änderungen, die trotzdem hätten auffallen müssen, wurden keine beobachtet).

Die Versuche umfassen die Stadien der ersten Hälfte der 1. Phase, d. h. von 15—18 mm Körperlänge, die Zeitspanne also, wo der „Ruherhythmus" der Brustflossen ziemlich ungestört ist und eine mittlere Frequenz von rund 330 min^{-1} bei 15° hat.

Vorversuche mit ausgekochtem Wasser (statt CO_2) ergaben, dass trotz Frequenzanstieg der Atembewegungen die Frequenz des Brustflossenrhythmus nur unwesentlich erhöht wurde: im Mittel um 2% (= 6 min^{-1}) gegenüber 10% (= 8 min^{-1}) beim Atemrhythmus. Ähnlich war dann auch das Resultat mit CO_2.

Was zunächst die Atembewegungen anbetrifft, so zeigen sie in frischem durchlüftetem Wasser zwischen den beiden Messungen, die vielleicht etwa 2—3 Minuten auseinander lagen, meist nur geringe Unterschiede von 0 bis ± 5 min^{-1} (durchschnittliche Frequenz: 85—105 min^{-1}); bei CO_2-Zugabe hingegen sind die beiden Frequenzwerte häufig sehr verschieden, indem die erste Zahl im allgemeinen zunächst einen mehr oder weniger starken Frequenzanstieg anzeigt, während die zweite um 1—20 min^{-1} fast immer

unter der ersten liegt, so dass sie hie und da wieder in die gleiche Grössenordnung wie im frischen Wasser, seltener darunter, kommt. Trotzdem wurde auch hier das Mittel aus den beiden Werten genommen, was vielleicht nicht ganz zulässig ist, für unsere Zwecke aber genügt. Immer nimmt die Amplitude der Atembewegungen, die in frischem Wasser im allgemeinen klein und wechselnd ist, bei CO_2-Zusatz stark zu, so dass nun ein wirksamer Atemstrom auftritt. Der Rhythmus selber wird dabei häufig regelmässiger. Da die Atemfrequenz mit dem Wachstum der Tiere zwischen 15 und 18 mm Körperlänge im Mittel allmählich von 85 auf 105 min^{-1} (bei 15°) ansteigt und zudem ihr Frequenzbereich sehr gross ist (ca. 55—145 min^{-1}), gebe ich die Differenzen ihrer Werte in frischem durchlüftetem Wasser und CO_2-haltigem Wasser als relative Werte in Prozent der Frequenz in frischem Wasser an. In 7 der 59 Versuche war diese Differenz negativ. In den übrigen verteilt sie sich zwischen 0 und 45%, mit abnehmender Häufigkeit gegen die höheren Werte hin (s. Tab. 5).

Die Variationsbreite der Frequenz des Brustflossenrhythmus ist wegen ihres Konstantbleibens in den hier untersuchten Stadien, relativ genommen, viel kleiner: sie beträgt dann ca. $^1/_3$, bezogen auf den Mittelwert der Frequenz (330 min^{-1}), gegenüber fast 1 bei den Atembewegungen. Neben dem absoluten Werte der Differenz der Frequenzen bei CO_2-Zugabe und in frischem Wasser wurde aber in Tabelle 5 dennoch auch der relative angegeben.

Diese Zahlen verteilen sich ähnlich wie in den M.S. 222-Versuchen über einen (hier etwas kleineren) Bereich von positiven und negativen Werten, so dass das Ergebnis ein rein statistisches ist. Die Beeinflussung der Frequenz des „Ruherhythmus“ der Brustflossen der 1. Phase durch CO_2 ist eine minime: in den 36 Versuchen, in denen die Atemfrequenz um 5—30% (Mittel 14%) erhöht wurde, trat im Durchschnitt nur eine Frequenzerhöhung um 8 min^{-1} (= 2½%) ein. Wie die Tabelle 5 zeigt, scheint eine gewisse statistische Abhängigkeit der durchschnittlichen Differenzen der Brustflossenfrequenz von den Differenzen der Atemfrequenz vorhanden zu sein. Aber eine Parallelität zwischen den beiden Rhythmen, wie sie in den M.S. 222-Versuchen zu Tage trat, liegt bei der Frequenzbeeinflussung durch CO_2 in keiner Weise vor, sie verhalten sich im Gegenteil ganz verschieden. Dies ist ein wichtiges Resultat. Es zeigt also, dass im Durchschnitt p r a k -

tisch keine Frequenzregulierung beim Brustflossenrhythmus nach CO_2-Zugabe erfolgt. Die geringe Frequenzerhöhung ist wohl eher als ein Symptom der leichten allgemeinen Unruhe aufzufassen.

Tabelle 5.

Änderung der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen durch CO_2-Zusatz, in Abhängigkeit von der Änderung der Atemfrequenz, bei 15—18 mm langen Bachforellen.

Anzahl der gemessenen Tiere (n)	Differenz der Atemfrequenz in %	Differenzen der Brustflossenfrequenz Mittelwerte		Streuung in min^{-1}
		in min^{-1}	in %	
7	— 10— 0	— 4	— 1	20
9	0— 5	1	0	7
14	5—10	9	3	15
12	10—15	11	3½	9
10	15—25	4	1	10
7	25—45	0	0	18
36	5—30 (14)	8	2½	12

Es sei noch eine Bemerkung zum allgemeinen Verhalten der Tiere nach CO_2-Zugabe gemacht. Sie werden meist mehr oder weniger unruhig, indem sie z. B. häufiger und heftiger herumschwimmen oder gelegentlich heftige krümmende Bewegungen ausführen, wie überhaupt die Körperbewegungen im allgemeinen weniger ausgeglichen sind, alles Zeichen einer gesteigerten motorischen Aktivität.

3. Temperaturabhängigkeit der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen.

Da die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei den jungen Bachforellen nach anfänglicher durchschnittlicher Konstanz von der Mitte der 1. Phase an mit zunehmender Entwicklung im Mittel langsam abnimmt, stellte sich die Frage, wie sich dies auf

ihre Temperaturabhängigkeit auswirkt. Entsprechende Versuche wurden an 26 Tieren durchgeführt, die sich, wie folgt, verteilen:

	Anzahl der Tiere	Stadium	Längen den Tiere in mm
I	10	± frühe erste Phase	14½—15 und 17½—18 (— 19)
II	8	Ende der ersten Phase	20 —21½
III	8	Übergangsphase	22½—23½

Das Versuchstier befand sich wie bei den früheren Beobachtungen jeweils in ca. 100 cm³ frischem Wasser in einem schwach konischen Glasgefäss (Geleeglas). Die Brustflossenfrequenz wurde an dem durch zwei Steinchen normal gestellten Tier ausgezählt. Die Thermometerkugel wurde immer möglichst unmittelbar neben das Tier gebracht. Der Verlauf der im allgemeinen 1½—2½ Stunden dauernden Versuche war kurz folgender:

Abkühlen auf 0° oder wenig darunter durch Einstellen des Beobachtungsgefässes in eine Eis-Kochsalz-Mischung. Beginn des Auszählens der Brustflossenfrequenz. Langsames Erwärmen, zunächst bis gegen 10° an der Luft, dann bis nahezu 30° in den meisten Fällen durch Einstellen in ein Wasserbad auf einer kleinen elektrischen Kochplatte, die von Zeit zu Zeit für eine kurze Dauer eingeschaltet wurde (nach Ausschalten wirkte sie als Wärmespeicher und erzeugte so ein langsames, relativ gleichmässiges Ansteigen der Temperatur im Gefäss).

Interessant ist eine allgemeine Beobachtung über das Gesamtverhalten der jungen Bachforellen gegenüber Temperaturen bei oder leicht über der oberen Temperaturgrenze für Atem- und Brustflossenbewegungen (s. weiter unten). Hier fällt ein Unterschied zwischen dem Stadium I und den Stadien II und III auf: Beim Abkühlen erwachen die Tiere I alle wieder ohne sichtbare Schädigung aus ihrer Wärmestarre, die durchschnittlich gegen 28° hin eingetreten ist, während die Tiere II und III regelmässig absterben. Es ist möglich, dass die Ursache hierfür Sauerstoffmangel infolge Stillstandes der Atembewegungen ist, da ähnliche Beobachtungen auch bei M.S. 222-Narkosen gemacht wurden.

Wegen der grossen Streuung der Brustflossenfrequenz (s. Tab. 1, p. 433) und da zudem die Messungen bei den zwei letzten Gruppen (II und III) gelegentlich durch Unruhe der Tiere gestört oder verunmöglicht wurde, durften von vorneherein nicht zu viele Einzelheiten erwartet werden. Diese Versuche deshalb auf eine viel grössere Anzahl von Tieren auszudehnen, lag aber nicht im Sinne dieser Arbeit. Es interessierte vor allem einerseits der Vergleich der wesentlichen Züge der Temperaturabhängigkeit auf den drei gewählten Stadien, andererseits ein ebensolcher Vergleich

mit den entsprechenden Ergebnissen von Andersen (1930) an den Atembewegungen junger Bachforellen von 20 mm Länge.

Temperaturgrenzen des Brustflossenrhythmus. — Allgemein konnte nach unten keine eigentliche Temperaturgrenze festgestellt werden, da in einigen Fällen Stillstand der Brustflossen erst durch mechanische Hemmung infolge Eisbildung eintrat, sonst aber die Flossen auch bei 0° oder in leicht unterkühltem Wasser weiterschlugen, wenn auch z. T. nur noch unsicher und unregelmässig, was auf gewisse vorübergehende Schädigungen schliessen lässt. Ein Vergleich der drei Stadien scheint zu zeigen, dass, je älter die Tiere sind, umso eher solche Schädigungen auftreten können. Stillstand der Atembewegungen fand Andersen (1930) bei 20 mm langen Forellen bei ½°. Bei jüngeren Tieren konnte ich auch bei 0° oder wenig darunter noch einzelne sehr schwache Atembewegungen beobachten.

Nach oben stehen die Brustflossen im Durchschnitt bei wenig über 27° still: I: 27°,2; II: 27°,5; III: 27°,7. Diese Unterschiede scheinen kaum grosse Bedeutung zu haben. Auch für die Atembewegungen ist die obere Temperaturgrenze bei 20 mm langen Bachforellen 27°,6 (Andersen). Was nun aber beim Brustflossenrhythmus vollständig anders ist als bei jenen, ist die Art, wie der Stillstand eintritt. Bei den Atembewegungen sinkt die Frequenz von ca. 25° an mit weiter zunehmender Temperatur ziemlich schnell ab. Dies wird bei den Brustflossen nie beobachtet: Im Stadium I (= frühe 1. Phase) treten von durchschnittlich 26°,2 an Unterbrüche im Rhythmus auf, die mit weiter steigender Temperatur an Häufigkeit und Länge zunehmen. Es bleiben dann nur noch mehr oder weniger kurze Serien von rhythmischen Bewegungen, die (entgegen der Angabe von Babák (1912, p. 370)) ohne vorherigen beobachtbaren Frequenzabfall — Zählungen sind hier natürliche unmöglich geworden — z. T. durch Nullwerden der Amplitude schliesslich bei durchschnittlich 27°,2 aufhören. Bei den zwei folgenden Stadien (II = Ende der 1. Phase, III = Übergangsphase) hören die Brustflossenbewegungen in erster Linie durch Abnehmen der Amplitude auf Null auf; die Grössenordnung der Frequenz wird auch hier bis zuletzt beibehalten.

Die Brustflossenfrequenz als Funktion der Temperatur. — Die Punkte der Temperaturab-

hängigkeitskurven der Abbildung 4 wurden durch doppelte Mittelwert-Bildung erhalten:

1. Bei den Einzelkurven (die hier nicht abgebildet sind) aus den in wechselnder Anzahl vorhandenen Werten innerhalb gleicher Temperaturintervalle von 1° (n,0—n,9).

2. Bei den drei Gesamtkurven aus den Mittelwerten von 1.

Fehlte in den Einzelkurven ein Punkt, was gelegentlich, besonders bei höheren Temperaturwerten, vorkommt (Auszählen der Frequenz durch Unruhe des Tieres gestört), so wurde er, wenn es möglich war, für die Mittelwertbildung der Gesamtkurve durch einen aus den benachbarten Werten interpolierten ersetzt. Brach hingegen eine Einzelkurve infolge Fehlens von Messungen vorzeitig ab, wurde nicht extrapoliert, sondern die Gesamtkurve nur aus den übrigbleibenden Einzelkurven berechnet. Ganz allgemein liegen den Punkten der Einzelkurven je eine verschiedene Anzahl von Messwerten (ca. 1—5) zugrunde, z. T. durch verschieden schnellen Temperaturanstieg, z. T. durch Störung der Frequenzauszählung bei Unruhe der Tiere bedingt.

Die für die drei Stadien so gewonnenen Mittelkurven geben wieder ein rein statistisches Bild der Verhältnisse, was zu weitgehende Schlüsse verbietet, dies schon besonders deshalb, weil ihre Punkte infolge der verschiedenen Anzahl der ihr zugrunde liegenden Messwerte verschiedene Sicherheit haben. Dies gleicht sich zwar im Gesamtbild wieder aus.

Zu den drei Kurven der Abbildung 4 sei Folgendes bemerkt:

I. ± frühe 1. Phase: Die Mittelkurve der 10 Einzelversuche ist im grossen und ganzen eine relativ regelmässige S-Kurve. Dass der Mittelwert bei 15° über dem früher angegeben Wert liegt, hat vielleicht seinen Grund in einer zufälligen, einseitigen Auslese. Die individuellen Kurven bilden weniger eine Schar von zueinander parellelen, als vielmehr ein mehr oder weniger gleichmässiges Band von sich oft überkreuzenden Kurven (als Folge der Schwankungen und Messfehler). Die Breite dieses Bandes in bezug auf eine konstante Temperatur, also die Variationsbreite der Frequenz beträgt durchschnittlich 73 min^{-1} (kleiner als die früher angegebene (106)) ohne grosse regionale Unterschiede. Der

Temperaturkoeffizient, das Q_{10} liegt immer weit unter 2 und nimmt im Mittel mit steigender Temperatur stetig ab (s. Abb. 4 unten).

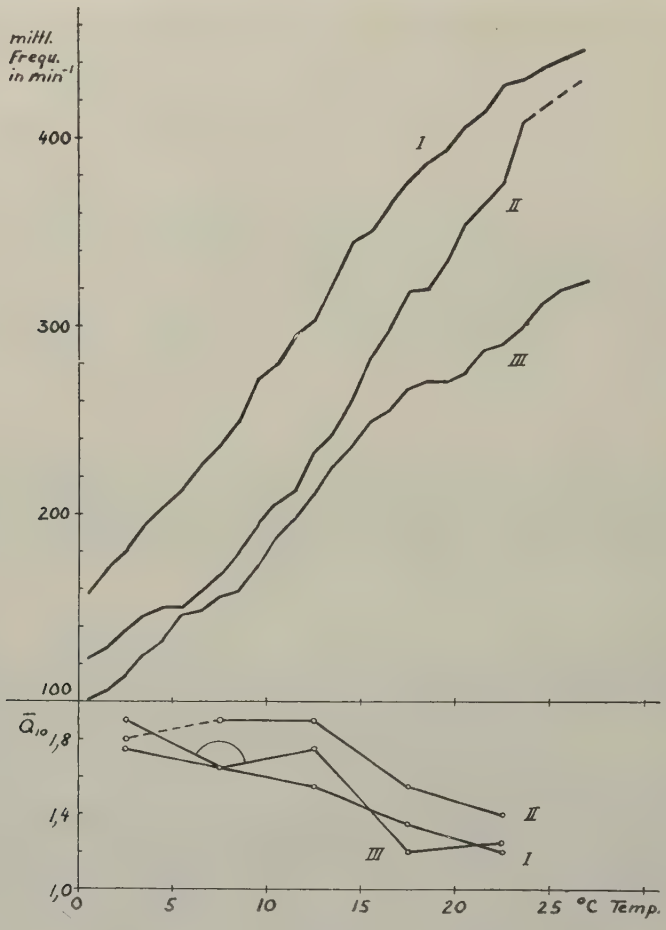

Abb. 4.

Oben: Temperaturabhängigkeit der mittleren Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der jungen Bachforelle.

Unten: Die durchschnittlichen Q_{10} für Temperaturintervalle von je 5°. (I = frühe 1. Phase, II = Ende der 1. Phase, III = Übergangsphase).

II. Ende der 1. Phase: Die Mittelkurve der 8 Versuche zeigt ein weniger regelmässiges Bild als I. Eine S-Form ist höchstens angedeutet. Die Breite des Bandes der individuellen Kurven schwankt hier sehr stark zwischen ca. 30 und 115 min^{-1}

(Durchschnitt: 77), wobei sie im ganzen gesehen mit der Temperatur zunimmt. Schon bei diesem Stadium sind die den Kurvenpunkten zugrunde liegenden Werte, besonders bei höheren Temperaturen, mit einer grösseren Unsicherheit behaftet, da die Tiere beim Wärmerwerden oft unruhig werden und z. T. lebhaft und mehr oder weniger lange herumschwimmen und dadurch die Messungen sehr stören. Dies gilt noch in stärkerem Masse für das nächste Stadium (III). Das Q_{10} liegt um durchschnittlich 0,2—0,25 über dem Q_{10} von I. Aber auch hier ist es immer kleiner als 2 und nimmt gegen höhere Temperaturen hin auch ab.

III. Übergangsphase: Bei der ebenfalls etwas unregelmässigen Mittelkurve aus den 8 Versuchen ist wieder eine S-Form angedeutet. Obwohl das Kurvenband hier enger ist als in den vorherigen Stadien (Variationsbreite im Mittel 47 min^{-1}, zwischen 20 und 80 schwankend), haben die Punkte aus dem eben (bei II) erwähnten Grunde nicht etwa mehr Sicherheit; das Gegenteil ist eher der Fall. Die Q_{10} nähern sich z. T. wieder denjenigen von I.

Ein Vergleich der drei Kurven untereinander zeigt, dass sie in ihrer Form alle voneinander abweichen. Am nächsten kommen sich merkwürdigerweise durch ihre S-Form und z. T. ihre Q_{10} die Kurven I und III. Der grösste Unterschied hingegen scheint zwischen II und III durch ihr starkes Auseinanderweichen bei grösseren Temperaturen vorhanden zu sein; und wenn wir damit die Ergebnisse der M.S. 222-Versuche vergleichen, so zeigt sich, dass zwischen diesen beiden Stadien auch ein besonders grosser Sprung im Verhalten der Brustflossenfrequenz gegenüber M.S. 222 auftritt.

Also auch die Unterschiede in der Temperaturabhängigkeit der Brustflossenfrequenz auf den charakteristischen Stadien scheinen auf physiologische Veränderungen im Brustflossenrhythmus hinzuweisen, denen bestimmte Entwicklungsprozesse zugrunde liegen.

Zuletzt sei noch auf zwei wichtige Unterschiede gegenüber den Atembewegungen hingewiesen:

1. Nach Andersen (1930) beträgt bei diesen das mittlere Q_{10} im Intervall von 3—14° 2,2, also mehr als 2, während in unseren Versuchen das Q_{10} des Brustflossenrhythmus bei allen Stadien 2 nie erreicht. Erst zwischen 14 und 18° kommt das Q_{10} der Atemfrequenz mit 1,6 in die Grössenordnung der Q_{10} der Brustflossenfrequenz. Um besser vergleichen zu

können, wurden diese bei unseren Stadien ebenfalls für die beiden genannten Temperaturintervalle ausgerechnet:

	I	II	III	Atemfrequenz (Stad.: 20 mm) (Andersen, 1930)
3—14°	1,65	1,8	1,7	2,2
14—18°	1,35	1,7	1,4	1,6

2. Ein grösserer und wesentlicherer Unterschied offenbart sich im Verhalten der Frequenz bei über 20°. Im Gegensatz zur Brustflossenfrequenz erreicht die Atemfrequenz im statistischen Mittel bei 20° ein Maximum, behält dann ungefähr gleiche Grössenordnung (mit Tendenz zu Abnahme) bei und fällt von ca. 25° an rapid ab, um bei 27,6° zu verschwinden, wie schon erwähnt wurde.

Brustflossen- und Atemfrequenz zeigen also auch in bezug auf ihre Temperaturabhängigkeit gänzlich verschiedenes Verhalten, nachdem uns ein solches schon bei ihrer Beeinflussung durch CO_2 begegnet ist. Trotz ihrem ähnlichen Verhalten in den M.S. 222-Versuchen, haben wir es beim „Ruherhythmus" der Brustflossen und beim Atemrhythmus doch mit zwei physiologisch sehr unterschiedlichen Rhythmen zu tun.

V. DAS RELATIVE WACHSTUM DER BRUSTFLOSSEN DER BACHFORELLE

Die Entwicklung der Brustflossen der Forellen- (und anderer Teleostier-) embryonen eilt derjenigen der Bauchflossen zeitlich weit voraus. Der Unterschied ist sehr auffallend: Während die Brustflosse schon am 5 mm langen Embryo gut messbar ist (0,12 mm), wird es die Bauchflosse erst bei 10 mm Körperlänge (0,08 mm), wenn die Brustflosse schon 0,8 mm misst; und, wenn beim Schlüpfen der Forelle die Brustflossen schon sehr gross sind und ununterbrochen rhythmisch schlagen, sind die Bauchflossen erst kleine unbewegliche Platten (Länge der ersten 1,4, der zweiten 0,4 mm, bei ca. 14,5 mm Körperlänge, kurz vor dem Schlüpfen).

Um diesen Tatbestand besser erfassen zu können, wurden verschiedene Längenmessungen an ca. 250 in 8% Formol fixierten Bachforellen vorgenommen, die sich über 29 Stadien von 5,5 mm

bis 25 mm Körperlänge (oder vom 17. Embryonaltag (= 130 Tgr.) bis zum 41. Tag (= 320 Tgr.) nach dem Schlüpfen) verteilen. Jedes Stadium umfasst meist 8—12 Tiere, von denen jeweils der Mittelwert genommen wurde. Über 25 mm konnten noch 3 bis zu 5 cm lange (= bis zu etwa 4 Monate alte) Tiere ausgemessen werden.

Gemessen wurde die Körperlänge als Vergleichsbasis, einige ihrer Teilabschnitte, die Länge je einer Brust- und einer Bauchflosse, schliesslich zum Vergleich die senkrechte Höhe der Rückenflosse und der Abstand Augenhinterrand—Operkelhinterrand als Mass für das Operkelwachstum. Die Körperlänge (Schnauzenspitze bis Mitte des Schwanzflossenhinterrandes, der zuerst stark konvex ist und allmählich konkav wird) und ihre Teilstrecken wurden unter Wasser mit Hilfe von untergelegtem Millimeterpapier gemessen. Dieses war in kleine Stückchen geschnitten und mit Kanadabalsam zwischen zwei Deckgläschen geklebt oder durch kurzes Eintauchen in verflüssigtes Paraffin mit einem dünnen Überzug davon versehen. Die erste Art wurde verwendet, wenn das gemessene Tier gerade ausgestreckt war und zum Ausmessen nur hingelegt werden konnte, die zweite hingegen, wenn dieses mehr oder weniger stark verkrümmt war, was z.B. bei im Ei fixierten Embryonen früher Stadien immer der Fall war. Um die Krümmung zu beheben, wurde das Tier in diesem Falle zum Messen mit einer feinen Insektennadel auf einer Wachsunterlage fixiert, zusammen mit dem dazwischen gelegten Millimeterpapier. Zur Beobachtung wurde ein Binokular mit 10-facher Vergrösserung benutzt. Die Längen der Einzelorgane wurden (auch unter Wasser) mit einem Okularmikrometer in einem Binokular mit 25-facher Vergrösserung gemessen.

Am eindeutigsten abgegrenzt sind die beiden Masse für Operkel und Rückenflosse (diese wurde trotz der schrägen Stellung der Flossenstrahlen und der dadurch bedingten schrägen Wachstumsrichtung senkrecht zur Rückenlinie gemessen, da damit ein eindeutigeres Resultat erhalten wurde). Die Länge der Brustflosse wurde immer in Richtung ihrer Basis (also mehr oder weniger senkrecht zum Insertionsgebiet, was selbst keinen eindeutigen Anhaltspunkt ergibt) genommen, von der Stelle an, wo sich die Flosse vom Rumpf loslöst, bis zum äussersten Punkt des distalen Randes oder, wenn dieser nicht in der Messachse lag, bis zur senkrechten Tangente daran. Auch die Bauchflosse wurde in Richtung ihrer Längsachse (parallel zu ihren Seitenrändern) gemessen.

Die im Folgenden verwendeten Wachstumsbegriffe wurden einer Arbeit von Teissier (1937) entnommen.

Mit Hilfe der Zahlenwerte aus den Messungen wurde das relative Wachstum der betreffenden Organe in bezug auf die Körperlänge untersucht. Dazu wurde die gebräuchliche Formel für das relative Wachstum $y = b \,.\, x^{\alpha}$ angewendet, und zwar in ihrer logarithmischen Schreibweise, die sich am besten zur Darstellung eignet:

$$\log y = \log b + \alpha \,.\, \log x$$

(y = Länge des Organs, x = Körperlänge, b = eine Konstante, α = Wachstumskonstante, die die Art des relativen Wachstums angibt. Alle in diesem Kapitel angegebenen Werte von α wurden nach Formeln der Korrelationsrechnung von GALTON (aus KOSTITZIN, 1937, p. 26—28)

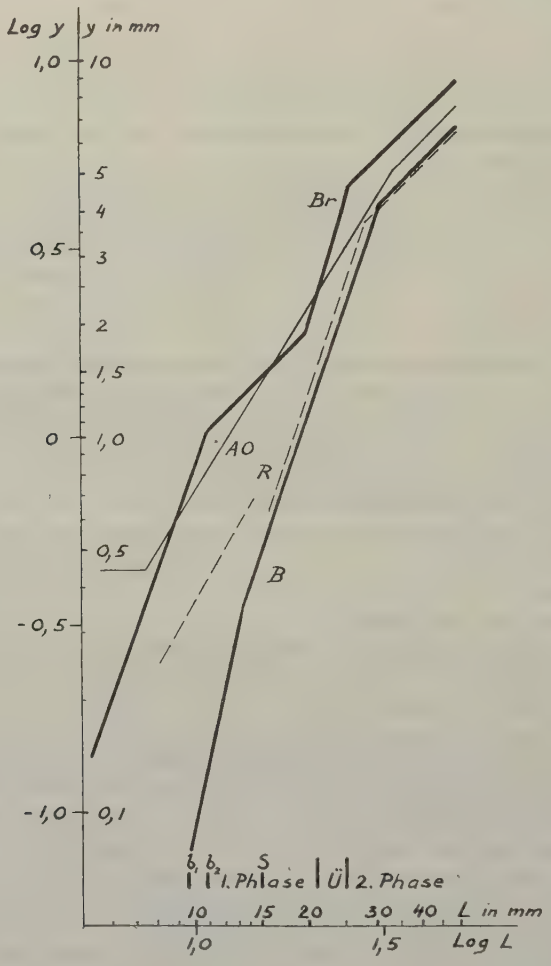

ABB. 5.

Logarithmische Darstellung des relativen Längenwachstums (in bezug auf die Körperlänge L) der Brustflosse (Br) und der Bauchflosse (B), dazu zum Vergleich des Operkels (AO = Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand) und der Rückenflosse (R = ihre senkrechte Höhe). (Die Kurven (ausser R) wurden berechnet und danach konstruiert.)

Bei b_1 Beginn der Brustflossenbewegungen beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei und bei b_2 im Ei. S = Schlüpfmoment, Ü = Übergangsphase.

berechnet). Bei dieser Darstellung treten einige auffallende Besonderheiten klar hervor (s. Abb. 5).

Betrachten wir zunächst die Brustflossen allein, so sehen wir vier gut unterscheidbare Wachstumsetappen. Die erste ist durch relativ starkes positiv allometrisches Wachstum ausgezeichnet ($\alpha = 2{,}8$). Ihr Ende fällt ungefähr mit dem Zeitpunkt zusammen, wo im Ei einzelne oder rhythmische, spontane Bewegungen der Brustflossen beginnen. Länge beim ersten kritischen Wachstumspunkt 1 mm (Körperlänge knapp 11 mm).

Die zweite Wachstumsetappe ist isometrisch ($\alpha = 1{,}0$). In ihr wird die bisher symmetrische Flosse leicht asymmetrisch, indem die freie Flossenfläche kaudalwärts zu einer mehr elliptischen Form ausgezogen wird. In der Darstellung kommt dies nicht zum Ausdruck, da nur die Dimension in Richtung der Basis berücksichtigt wurde, nicht aber auch die Formveränderung. Diese ganze isometrische Phase fällt in die 1. Phase der Brustflossenbewegungen (inkl. Eiperiode) und hört kurz vor deren Ende auf (Differenz der Körperlänge ca. 1 mm). Zur Zeit des kritischen Wachstumspunktes (Länge der Flosse 1,9 mm, Körperlänge 20 mm) erreichen die ersten Flossenstrahlenanlagen, die bei 17 mm langen Tieren zum ersten Mal in der Umgebung der Basalplatte deutlich sichtbar werden, kranialwärts den distalen Rand der Brustflosse (kaudalwärts erst später).

Jetzt beginnt wieder eine stark positiv allometrische Wachstumsetappe ($\alpha = 3{,}4$, also grösser als in der 1. Etappe). Überraschenderweise fällt diese dritte Wachstumsetappe mit der von mir unterschiedenen Übergangsphase der Brustflossenbewegungen annähernd zusammen. Bei ca. 26 mm langen Tieren (Flossenlänge 4,5 mm) scheint sie ihr Ende zu nehmen. Nun ist die Bachforelle zum richtigen Jungfisch geworden; das Wachstum der Brustflossen scheint ziemlich isometrisch geworden zu sein, so weit dies aus den drei Einzelmessungen zu schliessen ist (α = ca. 1). Eine vorübergehende, geringe negative Allometrie ist zwar nicht ganz ausgeschlossen, wie besonders die Darstellung der Abbildung 7 (p. 474) zeigt.

Die kritschen Punkte des relativen Brustflossenwachstums (Eckpunkte der logarithmischen Kurve) fallen offenbar immer in die Nähe von physiologischen Wendepunkten in der Entwicklung der Brustflossenbewegungen, was kaum einfach ein Zufall sein kann.

Die Eigenart des Brustflossenwachstums wird noch deutlicher, wenn wir es mit dem Wachstum der Bauchflosse vergleichen. Dabei fallen vor allem zwei wichtige Unterschiede auf:

1. Das Wachstum der Bauchflosse beginnt viel später. Erst bei knapp 10 mm langen Embryonen wird sie einigermassen messbar: 0,08 mm; diese Grössenordnung dürfte die Brustflossenlänge bei ca. 4,5 mm langen Embryonen haben (Extrapolation !).
2. Bei der Bauchflosse kommen vor dem endgültigen Zustand keine isometrischen Wachstumsetappen vor, in physiologischer Hinsicht aber auch keine Phase ständig rhythmischer Bewegung.

Die Bauchflosse wächst anfangs sehr schnell, schneller als je die Brustflosse ($\alpha = 4{,}7$). Dieses rasche Anfangswachstum dauert bis kurz vor dem Ausschlüpfen der Bachforellen aus dem Ei und nimmt dann um weniges ab ($\alpha = 3{,}0$). Etwas später als die Brustflosse, erst bei ca. 31 mm langen Tieren (Länge der Flosse 4,1 mm), erreicht sie die wohl endgültige, isometrische Wachstumsetappe ($\alpha =$ ca. 1). Daraus resultiert, dass die Bauchflosse den Vorsprung, den die Brustflosse durch ihren frühen Entwicklungsbeginn hatte, während deren eingeschalteten isometrischen Phase annähernd aufholt.

Zum allgemeineren Vergleich soll noch kurz das relative Wachstum hauptsächlich zweier anderer Organe betrachtet werden: Operkel und Rückenflosse. Als Mass für den Operkel wurde, wie erwähnt, die Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand genommen. Abgesehen von einem sehr frühen Zeitintervall konstanter (?) Länge, wächst diese Strecke mit unveränderter Wachstumskonstante schwach positiv allometrisch ($\alpha = 1{,}6$) im Intervall von etwas über 7 mm bis rund 34 mm Körperlänge, von 0,45 auf 4,5 mm zunehmend. Nachher wächst sie auch isometrisch.

Die Rückenflosse beginnt sich bei ca. 8 mm langen Embryonen vom hier etwa 0,25 breiten protozerken Flossensaum abzuheben, so dass von da an ihr relatives Wachstum verfolgt werden kann. Ihre senkrechte Höhe nimmt anfänglich schwach positiv allometrisch zu (α schätzungsweise $= 1{,}7$), um nach einer Wachstumsdiskontinuität bei ca. 0,65 mm Höhe (Körperlänge um 15 mm herum) ungefähr das gleiche Wachstum wie die Bauchflosse anzunehmen

Tabelle 6.

Die Mittelwerte der gemessenen Längen in mm bei der Bachforelle.

Anzahl der gemessenen Tiere	Körperlänge	Länge der Brustflosse	Länge der Bauchflosse	Augenhinterrand—Operkelhinterrand	Senkrechte Höhe der Rückenflosse
8	5,5	0,14	—	0,44	—
6	6,2	0,20	—	0,44	—
8	7,0	0,32	—	0,44	—
7	7,4	0,40	—	0,44	—
8	8,1	0,52	—	0,52	0,24
9	8,2	0,52	—	0,52	0,26
7	9,5	0,72	—	0,64	0,30
10	9,5	0,72	—	0,64	0,36
9	9,7	0,76	0,08	0,64	0,36
7	10,6	0,94	0,12	0,76	0,40
8	10,7	0,88	0,12	0,76	0,44
9	11,2	1,04	0,20	0,85	0,48
11	12,0	1,12	0,16	0,96	0,48
11	13,1	1,20	0,28	1,08	0,56
10	13,4	1,26	0,38	1,16	0,60
10	13,8	1,42	0,48	1,28	0,64
8	14,5	1,40	0,40	1,30	0,68
10	15,9	1,52	0,68	1,52	0,64
5	17,0	1,60	0,64	1,64	0,76
10	17,4	1,68	0,84	1,80	0,82
10	18,2	1,74	0,72	1,78	0,84
12	19,8	1,84	1,02	1,96	1,04
12	20,3	2,24	1,18	2,22	1,32
12	21,4	2,40	1,24	2,32	1,40
11	21,4	2,80	1,52	2,44	1,64
14	22,8	2,72	1,64	2,60	1,72
12	23,5	2,88	1,80	2,76	1,88
10	23,6	3,04	1,88	2,80	1,88
10	24,8	3,68	2,24	3,08	2,38
1	33,6	6,3	4,5	5,0	5,0
1	45,9	8,2	5,8	6,7	6,0
1	51,3	8,4	7,0	7,8	6,7

(α schätzungsweise = 3), wobei sie sich auch der Länge der letzteren angleicht (sie ist nur unbedeutend grösser). Fast gleichzeitig mit der Bauchflosse beginnt auch sie isometrisch zu wachsen.

Weniger eindeutig war das Schwanzflossenwachstum zu bestimmen, da hier ja noch der ganze Prozess der Umgestaltung der äussersten Spitze der Wirbelsäule hinzukommt, und daher eine für alle Stadien eindeutige Strecke schwer zu finden ist. Deshalb soll es auch nicht berücksichtigt werden. Auch die Teilstrecken der Körperlänge wie Schnauzenspitze—Brustflossenansatz, Schnauzenspitze—Bauchflossenansatz, Schnauzenspitze—Rückenflossenanfang, die fast durchwegs isometrisch zunehmen, gaben keine weiteren Aufschlüsse.

Aus allem geht das eine hervor, dass es unter den gemessenen Organen ausser der Brustflosse kein einziges gibt, das in einem relativ sehr raschen Wachstum eine isometrische Etappe einschaltet. Durch welche Faktoren der neue Wachstumsschub bei den Brustflossen bedingt ist, ist schwer zu sagen. Ein Faktor, oder besser: eine Voraussetzung dafür scheint u. a. die Blutversorgung der Flosse zu sein. Nach Grodzinski (1931) ist z. B. bei 17 mm langen Forellen erst ein spärliches Gefässnetz in der Umgebung des Basalgefässes am Rande der primären, basalen Skelettplatte entwickelt. Bei 20 mm langen Tieren, bei denen die Brustflossen wieder schneller zu wachsen beginnen, ist dieses Netz über eine grössere Fläche auf der Flosse verteilt. Aber auch spezielle Wachstumsverhältnisse bestimmter Gewebe mögen sich auswirken; so wäre es z.B. denkbar, dass die Flossenstrahlenanlagen, die gerade etwa am Ende des isometrischen Wachstums den äusseren Flossenrand in seiner vorderen Partie erreichen, von da an einen bestimmenden Einfluss auf das Wachstum der Brustflosse ausüben könnten. Das sind aber alles nur Mutmassungen, die vorläufig nicht zu beweisen sind und zudem vor allem nicht erklären könnten, weshalb diese verschiedenen Wachstumsetappen der Brustflosse zeitlich ungefähr mit den verschiedenen Entwicklungsphasen ihrer Bewegungen zusammenfallen. Denn dieser letzte Tatbestand ist wohl einer der interessantesten Punkte an der Entwicklung der Brustflosse der Forelle, der dadurch noch besonders betont wird, dass, nach dem Ausschlüpfen der Tiere aus dem Ei, auch in Bezug auf Dotterresorption und den damit verbundenen ernährungsphysiologischen Zustand der jungen Bachforellen verschiedene Perioden unterschieden werden können, die zeitlich mit den obigen Phasen mehr oder weniger übereinstimmen (1. Bis ca. 22 mm Körperlänge Dottersackperiode ohne Hunger; 2. Von da an Dottersackperiode mit

relativem Hunger, bis zur völligen Dotteresorption, die bei ungefütterter Brut bei 23 mm langen Tieren zu Ende ist (nach KRONFELD und SCHEMINSKY, 1926), bei unseren Forellen, die wohl geringe Möglichkeiten hatten zu fressen, erst bei rund 25 mm Körperlänge; 3. Bei ungefütterter Brut schliesst hier die absolute Hungerperiode an).

VI. VERGLEICHENDE BEOBACHTUNGEN AN ANDEREN ARTEN

Um die 1. Phase in den Brustflossenbewegungen der Bachforelle als biologisches Phänomen in der Teleostierontogenese besser beurteilen zu können, wurden noch einige andere Arten auf diese Erscheinung hin untersucht. Da nur eine Übersicht beabsichtigt war, sind die Daten z. T. sehr fragmentarisch; einzig für den Hecht sind sie etwas ausführlicher.

Ebenso fragmentarisch sind die Angaben über das Brustflossenwachstum, die an ein paar der untersuchten Arten gewonnen wurden, um einen Anhaltspunkt für den biologischen Vergleich zu haben.

1. ANDERE SALMONIDEN.

Salmo-Arten. — Auch bei anderen Arten von *Salmo* verhalten sich, abgesehen von mehr oder weniger unwesentlichen Einzelheiten, die Brustflossenbewegungen prinzipiell gleich. So lassen sich bei den drei untersuchten Arten (s. unten) auch die drei bei der Bachforelle beschriebenen Phasen in ihrer Entwicklung mehr oder weniger deutlich unterscheiden. Verschieden sind vor allem die Frequenzwerte des Rhythmus, die aber in keinem sichtbaren Verhältnis zur Körpergrösse stehen. Ihre Grössenordnung in der 1. Phase (bei 15°) beträgt

bei der Regenbogenforelle *(Salmo irideus)* 250 min^{-1} (sie scheint auch während der Übergangsphase ungefähr gleich zu bleiben),

beim Lachs *(Salmo salar)* 230 min^{-1} (unsicher ist, ob die Frequenz im Laufe der 1. Phase und der Übergangsphase leicht abnimmt),

beim Seesaibling (*Salmo salvelinus*) 310 min^{-1} (leichte Abnahme auf 270 min^{-1} gegen Ende der 1. Phase).

Die Brustflossenbewegungen der 1. Phase können bei diesen Arten gelegentlich sehr kurz gehemmt werden (bei der Regenbogenforelle „spontan", beim Lachs durch Lagereflexe, beim Seesaibling nach Herumschwimmen).

Äsche (*Thymallus thymallus*). — Auch bei dieser Salmoniden-Art entwickeln sich die Brustflossen früh im Ei: 7 Tage nach Befruchtung (bei rund 10°, ca. 70 Tgr.) sind ihre Anlagen schon sehr deutlich sichtbar. 5 Tage später (etwa 125 Tgr.) treten ihre ersten Bewegungen im Ei auf: kleine Serien von 1—6 rhythmischen Bewegungen, die immer zusammen mit den häufigen Krümmungsbewegungen der Embryonen einsetzen, welche sich vom 9. Entwicklungstag an in Abständen von 2—3, seltener mehr, Sekunden folgen. Die Frequenz dieses ständig unterbrochenen Brustflossenrhythmus ist schwer zu bestimmen, sie liegt in der Grössenordnung von 250—300 min^{-1} bei 15°. 2 Tage nach Beginn der Brustflossenbewegungen (Alter: 14 Tage oder ca. 150 Tgr.) sind ihre Unterbrüche unbedeutend geworden oder sogar verschwunden, so dass nun meist oder ständig ein ziemlich regelmässiger Rhythmus von der angegebenen Frequenzgrössenordnung vorhanden ist. Dieser rührt die ganze Eiflüssigkeit zwischen Embryo und Eihülle um, während dies vorher durch die häufigen und starken Rumpfbewegungen des Embryos geschah, die jetzt aber seltener und schwach geworden sind. Der freie Raum zwischen Keim und Eihülle ist relativ viel grösser als bei der Forelle.

15—16 Tage (160—170 Tgr.) alt schlüpfen die durchschnittlich 10½ mm langen Äschen aus den Eiern. Mit wenigen Ausnahmen zeigen sie einen ununterbrochenen Brustflossenrhythmus. Dadurch wird ein relativ starker Wasserstrom erzeugt, der von den Brustflossen schräg nach hinten zieht, den Dottersack auf seinem oberen, hinteren Teil nur schwach bestreichend. Von vorne kommt er vor allem von der Kiemenregion her. Hier ist lange die 4. Kieme und zuerst teilweise auch die 3. vom Operkel nicht bedeckt. Anfänglich sind die Atembewegungen nur schwach und unwirksam, so dass die hintersten Kiemen in der ersten Zeit wohl hauptsächlich durch den Wasserstrom der Brustflossenbewegungen mehr oder weniger ventiliert werden.

Die geschlüpften Tiere liegen in ihren ersten Lebenstagen ausserhalb des Eies grösstenteils ruhig auf der Seite und schwimmen nur hie und da dem Boden entlang; aber schon nach etwa 5 Tagen (bei 11°, 50—60 Tgr.) schwimmen sie immer häufiger und lebhafter herum und in Ruhe beginnen sie Schräg- und Normallage einzunehmen. Der Brustflossenrhythmus geht beim ruhigen Tier ununterbrochen mit grosser Amplitude weiter. Beim Schwimmen scheinen die Brustflossen- und Schwimm- (= Rumpf-) bewegungen gekoppelt zu sein. Die Frequenz ist dabei von der gleichen Grössenordnung wie beim ruhigen Tier: in den ersten 4—6 Tagen ca. 310, dann ca. 270 min^{-1} bei 15°. Der Dottersack ist nach rund 10 Tagen resorbiert. Die Brustflossen bleiben aber dennoch in ihrer seitlichen Lage, auch in ihren Bewegungen tritt noch keine Änderung ein. An 6 Tieren, die ich weitere 10 Tage beobachten konnte, blieb dieser Zustand unverändert erhalten. Wann und wie der Adultzustand erreicht wird, ist mir noch unbekannt.

Über das relative Wachstum der Brustflossen kann nur Weniges gesagt werden, da es nur möglich war, Tiere von wenigen Altersstufen (vom 11. Embryonaltag (5 Tage vor dem Schlüpfen) bis zum 13. Tag nach dem Schlüpfen) zu fixieren und auszumessen. Im Gegensatz zur Bachforelle wächst bei der Äsche die Brustflosse vom Beginn ihrer Bewegungen an schwach positiv allometrisch: $\alpha = 1{,}6$ (s. a. Abb. 7). Sie zeigt gegenüber der Bauchflosse einen sehr grossen Entwicklungsvorsprung (diese tritt erst bei ca. 17 mm langen Tieren als messbares Gebilde (rund 0,1 mm) auf).

Ballen, Felchen *(Coregonus Suidteri ?)* (Fatio, 1890). — Bei dieser Felchenart treten auch schon im Ei rhythmische Brustflossenbewegungen auf. Nach dem Schlüpfen schwimmen die Tiere fast ununterbrochen herum. Während des Schwimmens scheinen die Brustflossen dauernd im gleichen Rhythmus wie die Rumpfbewegungen mitzuschwingen (Grössenordnung der Frequenz bei 15° 350—400 min^{-1}). Bei seltener Ruhe eines Tieres geht der Brustflossenrhythmus teilweise weiter.

2. Hecht *(Esox lucius)*.

Die Brustflossenbewegungen. — Die Hechtembryonen schlüpfen auf einem frühen Entwicklungsstadium aus

dem Ei, 11—12 Tage nach Befruchtung (bei rund 11°, = ca. 120—130 Tgr., nach SCHINDLER (1935): 120—155 Tgr.). Mund- und Kiemenöffnung sich noch nicht durchgebrochen, die Brustflossen sind erst als kleine unbewegliche Paletten von 0,3 mm Länge, auf dem Dottersack unmittelbar neben dem Rumpf stehend, sichtbar. Die Körperlänge beträgt ca. 8½ mm. Das allgemeine Verhalten der Hechte nach dem Schlüpfen wurde von SCHINDLER (1935) beschrieben:

„Ganz im Gegensatz zu den Barschlarven machen die Larven des Hechtes... nach dem Schlüpfen eine Zeit der Ruhe durch. Die jungen Hechte... hängen sich mit Hilfe von Haftpapillen an Gegenständen, vor allem Wasserpflanzen an. In diesem Zustand verbringen sie die ersten 8 bis 12 Lebenstage (Wassertemperatur 10-12° C.), nur von Zeit zu Zeit löst sich einer oder der andere los und schwimmt ein kurzes Stück, hängt sich jedoch bald an einer anderen Stelle wieder an. Selten liegt ein Fischchen längere Zeit auf dem Boden" (p. 145/146).

„Eigentümlich für die Hechtlarven in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist auch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen über den Dottersack; er besitzt nämlich noch keine festen Blutbahnen, wie dies bei den Larven der anderen mitteleuropäischen Süsswasserfische der Fall ist, vielmehr verteilen sich die Blutkörperchen, die aus der Vena subintestinalis auf den Dottersack gelangen, regellos über den grössten Tiel der Dottersackoberfläche, wo sie frei zwischen Dottermasse und Epithel zum Herzen befördert werden..." (ebenda, p. 148).

Nach wenigen Tagen brechen Mund- und Kiemenöffnung durch, und es bilden sich eigene Blutbahnen auf dem Dottersack aus. Dann beginnen, 3—5 Tage nach dem Schlüpfen (bei 10—12°) die zuerst noch etwas unregelmässigen und schwachen Atembewegungen. Meist um den gleichen Zeitpunkt setzen auch die ersten Brustflossenbewegungen ein. Sie bestehen in sehr schnellen Vibrationen von einer schätzungsweisen Frequenzgrössenordnung von 700—800 min^{-1} (= ca. 12—13 sec^{-1}) bei 15° (durch Extrapolation (!) aus einigen Frequenzmessungen bei Temperaturen unter 6°: z. B. bei 5° ca. 400 min^{-1}). Die Brustflossen sind auf diesem Stadium 0,7 mm lang und sind infolge leichten Abnehmens des Dottersackes ganz an die Körperseiten gerückt. Die Körperlänge misst etwa 10½ mm. Bei einer Serie schlüpften die Tiere mit schon tätigem Atem- und Brustflossenrhythmus.

Diese Brustflossenbewegungen zeigen von ihrem Beginn an immer wieder kürzere oder längere Unterbrüche. Während den 2—3 ersten Tagen ihrer Tätigkeit kann man unter bestimmten Bedingungen (s. unten) eine auffallende Beziehung zu den Atembewegungen beobachten, die sich in folgenden beiden Phänomenen zeigen kann (in Bezug auf die Atembewegungen beziehe ich mich auf die Operkelbewegungen, da nur mit diesen zusammen die Brustflossenvibrationen deutlich beobachtet werden können): 1. Die Tätigkeit und die Unterbrüche der Brustflossenbewegungen dauern genaue Vielfache der Dauer einer Atembewegung, wobei der Rhythmus immer während des Hebens der Kiemendeckel einsetzt und während des Senkens abklingt; 2. Während der Brustflossentätigkeit selbst treten im Rhythmus der Atembewegungen Schwankungen der Amplitude auf. Diese nimmt auch wieder während des Hebens der Kiemendeckel z. T. bis auf das Doppelte zu, um während der relativ lang andauernden Inspirationsstellung der Operkel wieder auf den ursprünglichen Wert zu sinken. Ob sich die Frequenz dabei auch ändert, ist nicht zu erkennen. Einschränkend muss aber gesagt werden, dass ich dieses letzte Phänomen bei einer Temperatur von 18—20° beobachtete. Bei tieferen Temperaturen ist es nicht mehr zu sehen.

Hier sei noch eine Einzelbeobachtung angeführt, die auch auf eine gewisse physiologische Beziehung zwischen Atem- und Brustflossenrhythmus hinzuweisen scheint. Sie wurde an 5 jungen Hechten gemacht, die 6 Tage alt waren und bei denen die beiden oben genannten Phänomene gerade nicht mehr auftraten. Es wurde die Atemfrequenz während der Tätigkeit und während des Stillstandes der Brustflossen ausgezählt, die jeweils während der Zeitdauer von etwa 30—80 Atembewegungen vibrierten und im Durchschnitt rund halb so lang stillstanden. Die Temperatur betrug 17,3—18°, die Tiere hingen an der leicht schrägen Wandung des Beobachtungsgefässes (Geleeglas). Die erhaltenen Zahlenpaare stimmen alle darin überein, dass die Atemfrequenz bei Tätigkeit der Brustflossen mehr oder weniger deutlich höher war als bei deren Stillstand, wie die folgenden Zahlen von Tabelle 7 zeigen:

Tabelle 7.

Tier	Temperatur	Atemfrequenz		Differenz
		Brustflossen ruhig	Brustflossen tätig	
1	17°	85 min^{-1}	116 min^{-1}	31 min^{-1}
		92	116	24
2	17,8°	113	128	15
		114	120	6
3	17,3°	114	122	8
4	17,9°	115	116	1
		112	121	9
		116	125	9
		111	129	18
5	18°	122	134	8
		128	131	3
		121	128	7

Die Frequenzen änderten sich dabei nicht sprungartig, sondern nahmen jeweils gegen Ende der betreffenden Periode zu oder ab.

Der Verdacht wird nahegelegt, dass die beschriebenen Beziehungen zwischen Atem- und Brustflossenrhythmus auf zentralnervösem Wege zustande kommen. Im zweiten Falle ist es vielleicht sogar möglich, dass eine direkte Beeinflussung vom Atemzentrum aus vorliegt. In dieser Richtung weisen auch einzelne Beobachtungen an wenigen 3—4 Tage alten Hechten, bei denen in ausgekochtem Wasser oder bei geringem CO_2-Zusatz die Unterbrüche des Brustflossenrhythmus an Länge und Häufigkeit abnahmen oder fast ganz verschwanden.

Wenn die Tiere gelegentlich schwimmen, sind ihre Brustflossen tätig. Die Frequenz scheint von der gleichen Grössenordnung wie die der Rumpfbewegungen zu sein, so weit dies bei ihrem hohen Wert, der nicht sichtbar verschieden von dem des „Ruherhythmus" ist, beurteilt werden kann.

Der durch die Brustflossenbewegungen beim ruhigen, mittels seiner Kopfklebdrüsen meist hängenden Tier erzeugte Wasserstrom

verläuft auch wieder von der Kiemenregion her kurz den Rumpfseiten entlang und hauptsächlich über die Oberseite des unter seiner Hülle mit Blutgefässen überzogenen Dottersackes.

Um den 9.—12. Tag (bei 10—12°), ca. 2—4 Tage nach Aufhören der äusserlich sichtbaren, oben beschriebenen Beziehungen zum Atemrhythmus beginnen die Klebdrüsen am Kopf zu degenerieren und der junge Hecht hält sich von da an frei schwebend im Wasser, meist durch schnell und verschieden intensiv vibrierende Brustflossen- und Rumpfbewegungen (rhythmisches Schwingen eines mehr oder weniger grossen Teiles des Hinterendes, das sich bis zu einem kaum sichtbaren Vibrieren der hintersten Schwanzspitze reduzieren kann). Die Frequenzen der beiden Rhythmen scheinen übereinzustimmen, wenigstens in der Grössenordnung, und ihre Amplituden ändern sich meist gleichsinnig miteinander. Es besteht also eine gewisse Kopplung zwischen beiden Bewegungen. Wenn in ganz ruhigem Wasser das Tier sich im Gleichgewicht befindet, stehen die beiden Rhythmen häufig still. Aber schon in leicht bewegtem Wasser sind sie fast ununterbrochen in Tätigkeit, ähnlich wie beim adulten Stichling. Der durch die Brustflossen erzeugte, z. T. immer noch kräftige Wasserstrom hat nun eine andere Richtung als früher beim ruhig hängenden Tier: er geht seitlich von ihm weg in zur Medianebene senkrechter Richtung. Eine deutliche Beeinflussung der Brustflossenbewegungen durch Lagereflexe wurde nicht beobachtet. Trotzdem helfen sie wohl bei der Stabilisierung des jungen Hechtes mit, vielleicht sogar bei der Lokomotion (Antrieb).

Der Dottersack ist beim Abschluss der Ruheperiode des Hechtes schon stark reduziert und verschwindet in den ersten Tagen der freien Lebensweise allmählich vollständig (2—2½ Wochen nach Schlüpfen). Trotz seines Verschwindens bleiben aber die Brustflossen in ihrer seitlichen Lage am Rumpf. Selbst wenn die „Hechtgestalt“ bei etwa 3 cm Länge mehr oder weniger erreicht ist, sind die Brustflossen immer noch seitlich und nach aussen abstehend, ihre Flossenstrahlen sind erst angedeutet und ihr Bewegungsmodus ist unverändert. Ein adulter Hecht hat aber mehr ventralgelegene und vor allem nach unten gerichtete Brustflossen, die sehr viel langsamer schlagen. Es finden also später noch morphologische und physiologische Veränderungen statt, die hier nicht mehr untersucht wurden (vergl. weiter unten das Wachstum). Nur so viel kann

gesagt werden, dass die Änderungen in den Brustflossenbewegungen ausser der Frequenzabnahme nicht mehr so tiefgreifend sein können, da sie vom Ende der Ruheperiode der Hechte an in den allgemeinen Bewegungsapparat eingeschaltet sind, so dass sich jene Änderungen ganz in dessen Rahmen abspielen, was zu untersuchen nicht im Sinne der vorliegenden Arbeit lag.

Das relative Wachstum der Brustflossen.

An 63 Tieren, die sich auf 12 Stadien kurz vor dem Schlüpfen (5½ mm) bis zu einem Alter von etwa 2 Monaten (28 mm) verteilen, wurden Längenmessungen der Brustflossen, der Bauchflossen und der Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand zur Bestimmung ihres relativen Wachstums (in bezug auf die Körperlänge) vorgenommen. Den ersten 7 Stadien liegen meist 8 Werte zugrunde, den letzten 5 nur je 4—1. Es war mir möglich, noch 5 adulte Hechte auszumessen, so dass der weitere Wachstumsverlauf wenigstens mehr oder weniger abgeschätzt werden konnte.

Die Brustflossen werden messbar bei ca. 7 mm langen Embryonen: 0,1 mm. Ihr relatives Wachstum (s. Abb. 6) ist zuerst stark positiv allometrisch (α = ca. 3,3, ohne Berücksichtigung des ersten Wertes), um bei 12—13 mm langen Tieren isometrisch zu werden (α = ungefähr 1). Ein Vergleich mit den Adultwerten zeigt, dass das Verhältnis von Brustflossenlänge zu Körperlänge praktisch gleich bleibt (s. Tab. 8 und Abb. 7), was schliessen lässt, dass die Isometrie mehr oder weniger beibehalten wird. Darauf deutet auch ein Vergleich mit dem Operkelwachstum hin (s. weiter unten). Hervorgehoben sei noch, dass bei Beginn der Brustflossenbewegungen (Tiere ca. 10½ mm lang) keine Änderung im relativen Wachstum auftritt, und dass der Übergang zum isometrischen Wachstum zeitlich ungefähr mit dem Ende der Ruheperiode des Hechtes, in der er sich mit Hilfe der Klebdrüsen am Kopf an Gegenständen anhängt, zusammenfällt.

Die Bauchflossen zeigen gegenüber den Brustflossen auch wieder eine grosse Verspätung des Wachstumsbeginns. Als einigermassen messbare Gebilde treten sie erst beim Abschluss der Ruheperiode auf. Nach einem kurzen extrem starken Wachstumsschuss (α = 12?) wächst die Bauchflosse relativ stark allometrisch ($\alpha = 2\frac{3}{4}$). Gegenüber der Brustflosse holt sie in dieser Etappe an Länge weitgehend auf. Bei 3 cm langen Tieren ist dieses allometrische Wachs-

tum offenbar noch nicht abgeschlossen, sondern ein Vergleich mit den Adultwerten zeigt, dass es noch eine Zeit lang andauern muss.

Das Wachstum der Strecke Augenhinterrand—Operkelhinter-

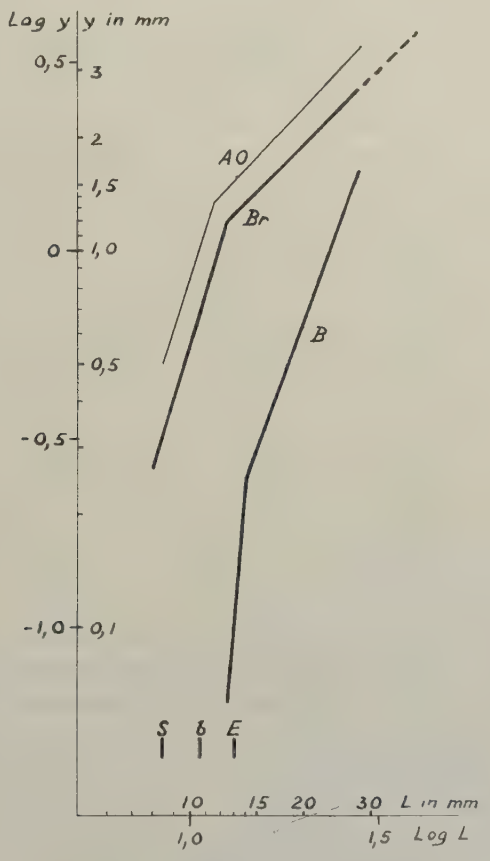

Abb. 6.

Logarithmische Darstellung des relativen Längenwachstum der Brustflosse (Br) und der Bauchflosse (B) und zum Vergleich des Operkels (AO = Strecke Augenhinterrand—Operkelhinterrand) beim Hecht. (Kurven berechnet und danach konstruiert.)

S = Schlüpfmoment, *b* = Beginn der Brustflossenbewegungen, E = Ende der Ruheperiode.

rand, als Repräsentant für das Operkelwachstum, wird nach einer unsicheren negativ allometrischen Etappe bei den geschlüpften Tieren positiv allometrisch (α = ca. 3,2). Diese Etappe ist nur

Tabelle 8.

Die Werte oder Mittelwerte der gemessenen Längen in mm beim Hecht.

Anzahl der gemessenen Tiere	Körperlänge	Länge der Brustflosse	Länge der Bauchflosse	Augen-hinterrand—Operkel-hinterrand
6	5,4	?	—	0,44 ?
7	7,5	0,13	—	0,48 ?
8	8,2	0,30	—	0,59
8	9,55	0,52	—	0,66
8	10,3	0,68	—	0,94
9	11,15	0,88	?	1,25
8	12,1	1,04	0,06	1,40
4	14,5	1,42	0,28	1,80
2	16,0	1,46	0,32	2,00
1	17,2	1,68	0,40	2,00
1	20,0	2,08	0,68	2,36
1	28,1	2,56	1,68	3,40
5	55 cm	5,8 cm	5,0 cm	6,8 cm

von kurzer Dauer und wird bei 11—12 mm langen Hechten durch das endgültige — aus dem Vergleich mit den Adulten zu schliessen — isometrische Wachstum abgelöst. Da die isometrische Phase bei Operkel und Brustflosse um den gleichen Zeitpunkt beginnt, haben wir einen neuen Hinweis dafür, dass das Brustflossenwachstum wahrscheinlich isometrisch bleibt.

3. Barsch *(Perca fluviatilis)*.

Bei den Barschembryonen werden die Anlagen der Brustflossen am 8. Tag ihrer Entwicklung (bei 11°, ca. 80 Tgr.) deutlich sichtbar. Die ersten Brustflossenbewegungen treten bei 13 Tage (140 Tgr.) alten Embryonen im Ei auf. Am ersten Tag sind es erst langsame Einzelbewegungen (einseitig oder beidseitig synergistisch oder nacheinander), die während oder am Ende ungefähr jeder 2. bis 4. der häufigen Krümmungsbewegungen des Embryos ablaufen (von diesen folgen etwa 10 in ½—2 Minuten bei 15°). Am folgenden Tag

setzt bei jeder Rumpfbewegung eine kurze Serie von 1—5 rhythmischen Brustflossenbewegungen ein. SCHINDLER (1935), der diesen Vorgang filmte, beschreibt ihn wie folgt: „Das Tierchen schlägt einige Male mit dem Schwanz gegen den Körper und wieder zurück gegen die Eihülle, wobei zunächst der Körper seine Lage nur wenig verändert. Dann wird der ganze Körper in der Richtung des Kopfes um ein kleines Stück im Ei herumgeschoben und sobald der Körper wieder in Ruhe gekommen ist, folgen lebhafte fächelnde Bewegungen mit den Brustflossen" (p. 143). Diese Bewegungsserien der Brustflossen dauern allmählich länger und werden unabhängig von den Körperbewegungen, so dass der Brustflossenrhythmus 4 Tage nach seinem Beginn, d. h. 1—2 Tage vor dem Schlüpfen der Embryonen, nur noch selten unterbrochen wird. Die Grössenordnung seiner Frequenz ist 350 (— 400) min^{-1} bei 15°. Die Rumpfbewegungen sind nun seltener geworden. In den letzten Tagen vor dem Schlüpfen treten auch schon langsame rhythmische Atembewegungen auf.

Achtzehn Tage nach Befruchtung schlüpfte die Hauptmasse der Barsche (190—200 Tgr.; nach SCHINDLER (1935): 160—190 (140—205) Tgr.). Die kleinen frisch geschlüpften Barsche beginnen sofort lebhaft herumzuschwimmen. „Sie bleiben also, zum Unterschied zu den meisten andern einheimischen Fischlarven, gleich nach dem Schlüpfen in ununterbrochener Bewegung." (SCHINDLER, 1935, p. 144.) Auch nach Resorption des Dottersackes werden sie von diesem Autor als nicht schnelle, aber ausdauernde Schwimmer bezeichnet.

Die Brustflossen sind, solange das Tier schwimmt, immer in Bewegung, anscheinend mit den Rumpfbewegungen gekoppelt, und wenn es einmal am Boden zur Ruhe kommt, ist ihr Rhythmus nur selten unterbrochen. Auch wenn der Dottersack resorbiert ist (ca. 6 Tage nach Schlüpfen), bleiben die Brustflossen in ihrer seitlichen Lage am Körper.

Nach diesem Zeitpunkt waren mir nur noch wenige Beobachtungen möglich, da mir die Weiterzucht der jungen Barsche nicht gelang. Doch ist die eine Feststellung sehr wichtig, dass ein einzelnes Exemplar, das ich bis zu einem Monat beobachten konnte, während dieser Zeit keine Änderungen in seinem Verhalten und seinen Brustflossenbewegungen zeigte.

Zum relativen Wachstum der Brustflossen

der Barsche: An 139 Tieren, die sich auf 11 Stadien vom 8. Embryonaltag (11—12 Tage vor Schlüpfen) bis zu etwa 12 Tagen nach dem Schlüpfen verteilen, wurden dieselben Längenmessungen wie bei den anderen Arten gemacht.

Bei 7 Tage alten Embryonen wird die Anlage der Brustflosse deutlich sichtbar, wird aber erst am folgenden Tag einigermassen messbar. Sie wächst nun sehr stark positiv allometrisch (α = ca. 8), um bei Beginn ihrer Bewegungen in eine schwach positiv allometrische Wachstumsetappe (mit α = 1,6) überzugehen. Die geschlüpften Tiere nehmen an Länge nur äusserst langsam zu, auch die Brustflossen scheinen kaum mehr zu wachsen. Der weitere Wachstumsverlauf konnte nicht mehr verfolgt werden.

Die Bauchflossen beginnen ihr Wachstum wieder erst sehr viel später als die Brustflossen: bei den 12 Tage alten Tieren waren sie noch nicht vorhanden. Das Operkelwachstum in der untersuchten Zeitperiode ist konstant positiv allometrisch mit einer Wachstumskonstanten von α = ca. 3.

4. Barbe *(Barbus fluviatilis)*.

Die Barben schlüpfen, ca. 9 mm lang, 12—13 Tage nach Befruchtung (bei 11—12°) auf einem sehr unentwickelten Stadium aus: Mund- und Kiemenöffnung fehlen noch, die Brustflossen sind erst als kleine Falten angelegt (0,1—0,15 mm). Die Tiere liegen meist ruhig auf der Seite und schwimmen nur von Zeit zu Zeit davon. Die ersten Atembewegungen beginnen am 11. Tag (bei 12—14°, Länge ca. 11 mm), während ich die ersten Bewegungen der Brustflossen, die unterdessen auf 0,8—1,0 mm herangewachsen sind, erst 2 Tage später beobachten konnte. Diese treten nicht als „Ruherhythmus" auf, sondern nur unmittelbar vor dem Schwimmen: 2—3 auf beiden Seiten synergistisch erfolgende Schläge als Einleitung dazu. Wie sich die Brustflossen während des Schwimmens verhalten, ist mir nicht bekannt. In den nächsten 2—3 Wochen traten keine Änderungen ein (auch der Dotter wurde während dieser Zeit nicht ganz resorbiert). Länger konnten die Tiere nicht beobachtet werden.

Die Bauchflossen zeigen wieder starkes Nachhinken in der Entwicklung gegenüber den Brustflossen.

5. Allgemeines.

Schon diese wenigen Vergleichsbeobachtungen zeigen, dass die Frühphase der Brustflossenbewegungen bei den Teleostiern keine einheitliche Erscheinung ist. Ein an sich gleichbleibendes Element, nämlich der Brustflossenrhythmus als solcher, ergibt durch seine unterschiedlichen, weiteren Verknüpfungen und durch die Begleitumstände, unter denen er auftritt, ein von Art zu Art verschiedenes Erscheinungsbild. Auf eine eigentliche vergleichende Betrachtung muss hier verzichtet werden, da dafür das Material zu fragmentarisch ist. Dagegen gestatten die gegebenen Beobachtungen doch, im speziellen Fall der Forelle (und ihrer nächsten Verwandten) das Besondere an deren Brustflossenbewegungen durch einen kurzen Vergleich mit den anderen untersuchten Arten hervorzuheben.

Zunächst ist es schwierig zu sagen, was das äusserlich Spezifische daran ausmacht. Auch bei anderen Arten (eine Ausnahme bildet z. B. die junge Barbe) kommen in der Frühphase Brustflossenbewegungen vor, die von anderen Bewegungen des Tieres weitgehend unabhängig sind (= „Ruherhythmus"). Hingegen trafen wir einen praktisch wirklich ununterbrochenen Rhythmus ausser bei den *Salmo*-Arten nur noch bei der nahe verwandten Äsche an. Was ihm bei der Forelle äusserlich sein spezielles und auffallendes Gepräge gibt, scheinen vor allem die allgemeinen Bedingungen zu sein, unter denen er bei ihr auftritt: die geschlüpften Tiere sind während ihren ersten 2½ Lebenswochen, trotz dem physiologischen Bereitliegen ihrer Schwimmbewegungen, vor allem am Anfang hilflose und durch den grossen Dottersack stark behinderte Wesen, die fast ständig mehr oder weniger ruhig am Boden liegen (in der Natur im Kiesbett versteckt). Vielleicht sind es gerade die ständigen Bewegungen am ruhigen Tier, die die Brustflossen auf diesem Stadium so gross erscheinen lassen, trotzdem sie noch nicht ihre volle relative Länge erreicht haben (s. Abb. 5 und 7). Bei der Äsche dauert die Ruheperiode nur ca. 5 Tage und ist nur wenig ausgeprägt.

Bei der genauern zeitlichen Verfolgung der Änderung dieser Brustflossenbewegungen im Rahmen der Gesamtentwicklung zeigt sich aber ein Verhalten, das die Bachforelle (und vielleicht auch ihre nächsten Verwandten der Gattung *Salmo*) vor allen anderen beobachteten Arten auszeichnet und ihrem Brustflossenrhythmus

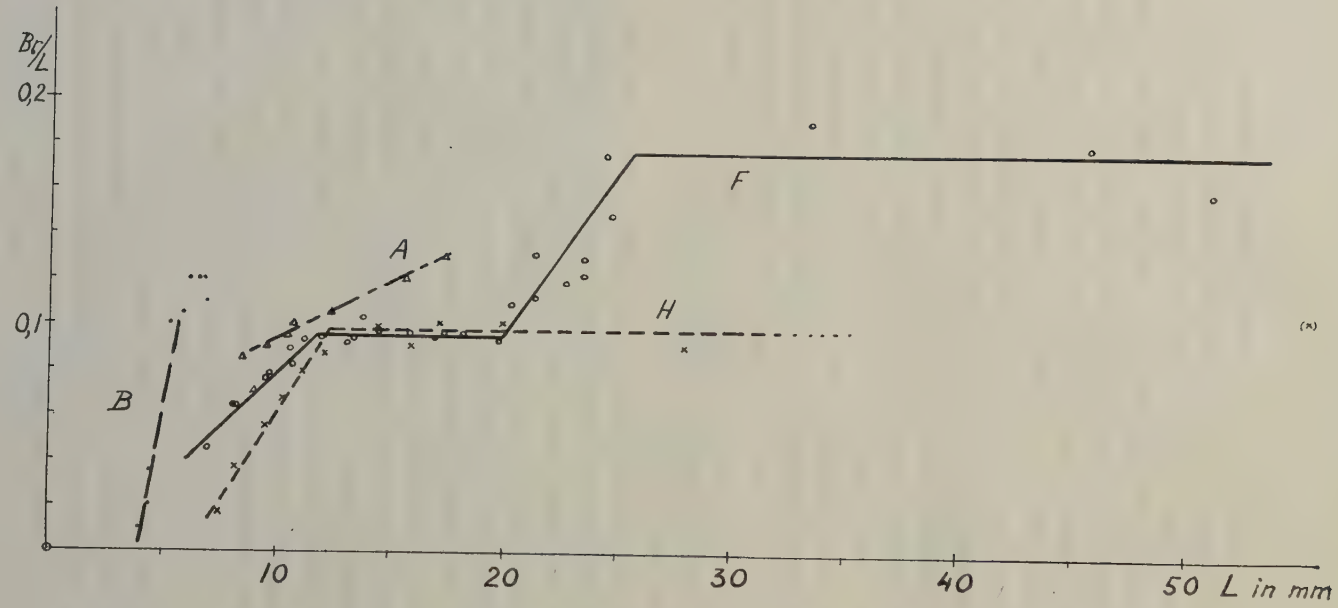

Abb. 7.

Vergleich des relativen Längenwachstums der Brustflosse bei *Bachforelle* (F), *Hecht* (H), *Äsche* (A) und *Barsch* (B): die relative Brustflossenlänge (in bezug auf die Körperlänge)Br/L als Funktion der Körperlänge L.

die eigentliche Spezifität gibt. Das ist die weitgehende, zeitliche Harmonie der physiologischen Veränderungen dieses Rhythmus mit der Art des relativen Brustflossenwachstums und mit der Resorption des bei den *Salmo*-Arten in extrem grosser Menge vorhandenen Dotters und dem damit verbundenen allgemeinen ernährungsphysiologischen Zustand des Tieres.

Damit ist auch schon das Wichtigste über die Form des relativen Brustflossenwachstums bei der Bachforelle hervorgehoben, was diese vor demjenigen der anderen untersuchten Gattungen auszeichnet. Ein weiterer Vergleich muss auch hier aus dem gleichen Grund wie oben beiseite gelassen werden. Nur eine kleine Übersicht über den von Art zu Art verschiedenen Wachstumsverlauf der Brustflossen sei an Hand einer Darstellung gegeben, in der die relative Brustflossenlänge (Br/L) als Funktion der Körperlänge (L) aufgetragen ist (s. Abb. 7).

VII. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Bisher habe ich alle Probleme mehr theoretischer Art, welche die frühen Brustflossenbewegungen bei der Forelle und anderen Teleostiern als biologisches Phänomen dem Beobachter stellen, zurückgestellt. Zum Abschluss soll nun versucht werden, durch einige allgemeine Betrachtungen auf Grund unseres Beobachtungsmaterials und von Angaben aus der Literatur das bisher gewonnene Bild zu ergänzen. Die Grundlage hierfür werden natürlich in erster Linie die Beobachtungen an der Forelle, dann noch am Hecht bilden müssen, während die übrigen Arten nur zu Vergleichen herangezogen werden können.

Die vier Probleme, die sich mir im Laufe dieser Arbeit hauptsächlich gestellt haben, sind:

1. Der zeitliche Unterschied in der Entwicklung der beiden Paarflossen.
2. Die physiologische Grundlage des Brustflossenrhythmus.
3. Die biologische Bedeutung des Brustflossenrhythmus.
4. Die theoretische Bedeutung des Brustflossenrhythmus für das Problem der morphologischen Bewertung des Schlüpfzustandes der Teleostier.

1. Vergleichende Bemerkungen zum zeitlichen Entwicklungsvorsprung der Brustflosse gegenüber der Bauchflosse.

Ein Tatbestand, der auch ohne genaue Wachstumsmessungen sofort in die Augen springt und für einen allgemeinen Vergleich auch einer rein qualitativen Betrachtung zugänglich ist, ist das zeitliche Vorauseilen der Brustflosse in der Entwicklung gegenüber der Bauchflosse. Da dies bei allen hier untersuchten Arten zu beobachten ist, kann es sich dabei nicht um eine vereinzelte Erscheinung handeln, und es fragt sich, ob das eine allgemeine Teleostiereigenschaft ist.

Durchgeht man die Abbildungen in Ehrenbaum (1905), so stösst man bei allen Arten, bei denen die Bauchflossen räumlich hinter den Brustflossen auswachsen, auf den gleichen Tatbestand. Für solche Teleostierformen ist dies also sicher die Norm. Man ist geneigt, darin den Ausdruck eines cranio-caudalen Entwicklungsgefälles zu sehen. In diesem Falle müssten dann bei den Formen, bei denen sich die Bauchflossen auf dem Niveau der Brustflossen oder wenig vor ihnen entwickeln, beide Flossenpaare ungefähr gleichzeitig angelegt werden und auswachsen, oder bei den vor den Brustflossen gelegenen Bauchflossen müsste vielleicht ein stärkeres Wachstum zu beobachten sein. Soweit solche Sachverhalte überhaupt aus den Abbildungen abgelesen werden können, scheint sich die zweite Folgerung bei der Mehrzahl solcher Formen zu bestätigen, während die erste Folgerung nur ganz selten festgestellt werden kann. Hierbei ist aber zu bedenken, dass die Bauchflossen auch in diesen Fällen sehr wahrscheinlich hinter den Brustflossen angelegt werden, da sie ja von weiter hinten gelegenen Somiten ihren Ausgang nehmen, und dass ihre Anlagen erst nachträglich, wenn auch in relativ kurzer Zeit, auf das Niveau der Brustflossen oder vor sie verschoben werden. Dies ist natürlich aus den Abbildungen nicht abzulesen, weshalb dieser Punkt unsicher bleibt.

Der bei allen von uns beobachteten Arten gefundene Entwicklungsvorsprung der Brustflossen gegenüber den Bauchflossen ist also ein normale Eigenschaft der Teleostier und trifft nur bei den Formen nicht einfach zu, bei denen, abweichend von der Mehrzahl

der Arten, die Bauchflossen nicht in deutlichem Abstand hinter den Brustflossen auswachsen.

Ein Faktor, der hier u. a. eine wichtige Rolle spielt, ist wohl das oben erwähnte cranio-caudale Entwicklungsgefälle. Experimentell konnte ein solcher Gradient von Hyman (1921) in Form seines Stoffwechselgefälles, im Versuch als Absterbegradient bestimmt, an sehr frühen Stadien von *Fundulus*, *Ctenolabrus* und *Gadus* nachgewiesen werden. Dabei wurde früher oder später ein zweiter, schwächerer Gradient vom Hinterpol nach vorne festgestellt. Mit der Zeit kommen sekundär einzelne weitere Regionen höherer Giftempfindlichkeit hinzu. Solche werden relativ früh an *Fundulus*-Keimen gefunden, u. a. a. die Anlagen der Brustflossen.

In diesem Zusammenhang bedeutungsvoll ist auch die Schlussfolgerung von Harrison (1895), dass sich die Brustflossen im Laufe der Ontogenese weiter vom uranfänglichen Zustand entfernen als die Bauchflossen.

Zum Schluss sei daran erinnert, dass dieser Entwicklungsvorsprung der Vorderextremitäten gegenüber der Hinterextremität nicht eine allgemeine Wirbeltiernorm ist.

2. Über die physiologische Grundlage des Brustflossenrhythmus.

Zunächst ist es vielleicht nicht überflüssig zu betonen, dass schon der allererste Brustflossenrhythmus bei etwa 10 mm langen, aus dem Ei genommenen Forellenembryonen nicht aneurale, sondern nervös ausgelöste und gesteuerte rhythmische Bewegungen sind. Als Beweisgründe dafür seien u. a. angeführt: 1. der histologische Befund, dass auf diesem Stadium die Brustflossen ungefähr die gleiche Konstitution haben wie die der geschlüpften Tiere (nach Leghissa, 1942); 2. das weitgehende motorische Funktionieren des übrigen Rumpfes auf diesem Stadium (nach Leghissa, 1942); 3. die frühzeitige Beeinflussung des Rhythmus der frühen 1. Phase (nach dem Schlüpfen), der bis zu diesem Stadium im wesentlichen gleichgeblieben ist, durch Lagereflexe.

Von Holst (1939 *a*, *b*) hat uns Einblick in die physiologischen Grundlagen der lokomotorischen Rhythmen der Adultfische verschafft. Er gewann seine bedeutenden Resultate an Fischen (6 Arten aus dem Golf von Neapel), denen er in der vorderen

Medulla das Zentralnervensystem durchtrennte (um den Einfluss des übrigen Gehirns mit seinen ständig wechselnden Wirkungen auszuschalten). „Der operierte und künstlich beatmete Fisch macht nach einer Periode der Unerregbarkeit... zunächst ein Stadium durch, in dem er sich ähnlich wie ein Rückenmarksfisch verhält, d. h. nur auf bestimmte Reize jeweils bestimmte Flossenbewegungen „reflektorisch" ausführt... Schliesslich (nach 20 Minuten bis mehreren Stunden) setzen die Flossenrhythmen unter konstanten Bedingungen „spontan" ein und laufen dann anfangs oft periodisch, später in der Regel pausenlos über viele Stunden bis mehrere Tage, bis zum Tode des Tieres, weiter. Jede Flosse pflegt für sich, unabhängig von der anderen, einzusetzen." (1939 *a*, p. 238/239.)

Der für uns wesentlichste Teil der Theorie der rhythmischen Flossenbewegungen der Fische, die von Holst auf Grund seines riesigen Beobachtungsmaterials über relative Koordination ausarbeitete, besagt: „Am Lokomotionsvorgang sind zweierlei Ganglienelemente beteiligt, die motorischen und die automatisch-rhythmischen. Erstere bestimmen durch ihre Aktionsfrequenz *(ceteris paribus)* lediglich die Amplitude der Bewegung, letztere die Frequenz (und ausserdem ebenfalls durch ihre Zahl die Amplitude). Die automatischen Elemente sind zu kleinen Gruppen zusammengeschlossen, die sich indessen gelegentlich noch weiter aufteilen können; die Einzelelemente einer Gruppe arbeiten synergistisch. Je zwei Gruppen schliessen sich zu einem antagonistisch (alternierend) arbeitenden Paar zusammen, das abwechselnd Phase und Gegenphase der zentralen Aktion ausführt. Die benachbarten Paare arbeiten in gewissen, geringen Phasenabständen. Eine grössere Reihe solcher Gruppenpaare ist zu einem relativ festen Verband („Automatismus") zusammengeschlossen; er versorgt die Muskulatur einer Flosse..." (1939 *a*, p. 284.) Die motorischen Zellen werden durch die automatischen Zellen abwechselnd erregt und gehemmt und senden ihrerseits die Muskelimpulse aus (nach p. 269). „Die Aktion dieser primären rhythmenbildenden Zellgruppen setzt ein, wenn der zentrale Erregungszustand über eine gewisse Schwelle ansteigt. Bei den Medullapräparaten wird diese Steigerung fortlaufend von der Medulla her besorgt. Darüber hinaus bedürfen die rhythmischen Zellgruppen aber nicht irgendwelcher peripherer, rhythmischer Reizanstösse; ... daher automa-

tische Elemente (Automatismen) genannt, zum Unterschied von den ihnen unterstellten motorischen Zellen, welche die Muskeln innervieren." (1939 *b*, p. 485.)

Die zunächst rein formale Ähnlichkeit, die zwischen dem Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle und einem der Flossenrhythmen, z. B. dem Brustflossenrhythmus, bei den VON HOLST'schen Medullafischen besteht, fällt sofort auf. Beiden ist in erster Linie gemeinsam, dass der Rhythmus nicht durch „höhere" Impulse beeinflusst wird, wenn wir von den sich allmählichen Lagereflexen bei der jungen Forelle absehen. Es liegt nahe anzunehmen, dass dieser äusserlichen Analogie auch eine Ähnlichkeit der physiologischen Grundlage entspricht. Nach einer solchen Hypothese bestände also prinzipiell der gleiche Unterschied zwischen der 1. und 2. Phase der Brustflossenbewegungen der jungen Bachforelle wie zwischen einem Rhythmus beim Medullafisch und beim intakten Fisch, d. h. der elementare physiologische Mechanismus der rhythmischen Bewegungen, wie er von der VON HOLST'schen Theorie gefordert wird, wäre schon vom eigentlichen Beginn (im Ei) der 1. Phase an in Funktion und würde sich während der Übergangsphase nicht ändern. Was hier hingegen das äussere Erscheinungsbild ändert, wäre die Einbeziehung dieses, während fast der ganzen 1. Phase (inkl. Eiperiode) weitgehend isolierten, VON HOLST'schen Rhythmus in den allgemeinen Bewegungsapparat auf Grund von nicht näher zu umschreibenden Entwicklungsvorgängen im Zentralnervensystem. Dadurch würde dieser Rhythmus in Beziehung zu höheren Zentren, die vielleicht auch jetzt erst voll zu funktionieren beginnen, zum Mauthner'schen Apparat, etc., gebracht. Bei den oben beschriebenen Medullafischen werden die Rhythmen von all dem wieder „abgehängt". Dass sich am Ende der 1. Phase und während der Übergangsphase ganz allgemein im Nervensystem Entwicklungsvorgänge abzuspielen scheinen, darauf wurde schon früher hingewiesen (p. 444). Als Quelle des nötigen Erregungszustandes für den Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der jungen Forelle wäre wohl auch in erster Linie die Medulla anzunehmen, was damit im Einklang stände, dass bei seinem Beginn auch Atembewegungen bei den aus dem Ei befreiten Embryonen einsetzen, dass also die Medulla in Funktion getreten ist.

Z u s a m m e n g e f a s s t hätten wir nach der eben skizzier-

ten Auffassung in den Brustflossenbewegungen der 1. Phase bei der Forelle eine elementare automatisch-rhythmische Tätigkeit „in reiner Form" vor uns, die auch in der 2. Phase die Grundlage für die Bewegungen bildet, hier aber als Teil des allgemeinen Bewegungssystems des Tieres infolge von ständigen Änderungen durch mannigfache nervöse Impulse in ihrer ursprünglichen Form nicht mehr in Erscheinung tritt und bei der ruhig daliegenden Forelle sogar ganz gehemmt wird.

Einen Beweis für die Gültigkeit dieser Erklärungsmöglichkeit könnte vielleicht erst eine Registrierung der Brustflossenbewegungen bringen, die aber, wenn sie brauchbar sein soll, wegen der Zartheit dieser Flossen wohl äusserst schwierig wäre. Sie könnte vielleicht zeigen, wie weit das Phänomen der relativen Koordination auftritt, z. B. in Abhängigkeit von den Atembewegungen oder von den gelegentlichen, kurzdauernden rhythmischen Rumpfbewegungen „an Ort" in den allerersten Tagen nach dem Schlüpfen der Forelle. Ein Fehlen dieser Erscheinung wäre noch kein Gegenbeweis für die oben vertretene Ansicht.

Wenn unsere Hypothese richtig ist, muss sie sich ohne weiteres auch auf die übrigen Arten übertragen lassen. Die artlichen Unterschiede in den frühen Brustflossenbewegungen wären dann als Ausdruck der arttypischen Bedingungen im Zentralnervensystem, unter denen der Rhythmus tätig ist, zu verstehen. Dass wir auch hier wieder Analogien finden können zu Erscheinungen an den Rhythmen der Medullafische, zeigt das Beispiel des immer wieder unterbrochenen „Ruherhythmus" der Brustflossen etwa beim jungen Hecht, der eine gewisse Entsprechung im „pausenbildenden" Typ der Rhythmen zu finden scheint, zu dem vor allem die Brustflossenrhythmen gehören.

Zum Schluss sei noch der Vollständigkeit halber auf eine andere Erklärungsmöglichkeit der so einschneidenden Änderungen der Brustflossenbewegungen der Forelle während der Übergangsphase hingewiesen, die aber das Problem des Rhythmus selbst ganz beiseite lässt. Das ist die Annahme einer Änderung in der peripheren Innervation der Brustflosse, speziell eines Abbaus einer eventuell möglichen, transitorischen Vagusinnervation, eine Annahme, die an früher (p. 444) schon erwähnte, nicht weiter verfolgte Narkoseversuche mit M.S. 222 anknüpft. Zwar konnte in der Literatur (Harrison (1895), Beccari (1922), Leghissa (1942)) in dieser

Hinsicht nichts gefunden werden, was dafür sprechen würde. Es besteht immerhin noch die Möglichkeit, dass trotz gleichbleibendem histologischem Bild Veränderungen in den peripheren Faserbeziehungen auftreten könnten. Eine solche Hypothese scheint mir indessen weniger wahrscheinlich zu sein. Zudem lässt sie das zentrale Problem des Rhythmus der 1. Phase selbst ganz unberührt.

Leider lassen die Versuche über die Frequenzbeeinflussung durch M.S. 222, die eine Trennung der 1. Phase und der Übergangsphase des Brustflossenrythmus auch auf experimentellem Wege ermöglichten (s. p. 440 ff.), vorläufig noch gar keine Schlüsse zu dieser Frage zu, da über den genauen Angriffspunkt dieses Narkotikums im Nervensystem noch nichts bekannt ist.

3. Über die biologische Bedeutung der frühen Brustflossenbewegungen.

Die Diskussion der physiologischen Seite der Brustflossenbewegungen fordert die Ergänzung durch die Frage nach der biologischen Bedeutung, wenn wir zu einer umfassenderen Kenntnis des Phänomens gelangen wollen.

Für die Forelle hat besonders Babák (1921) auf eine Bedeutungsmöglichkeit der ununterbrochenen Brustflossenbewegungen der 1. Phase hingewiesen. Ausgehend von Beobachtungen an den Embryonen von *Acara* mit rhythmischen Schwanzbewegungen und von *Haplochilus* mit rhythmischen Brustflossenbewegungen im Ei kommt er zur Auffassung: „Auch bei den (geschlüpften (Verf.)) Embryonen von *Trutta (iridea)* scheint den ebenfalls bei sonstiger Ruhe des Tieres rhythmisch erfolgenden Brustflossenschwingungen die Bedeutung einer Hilfsatemeinrichtung zuzukommen." (p. 665.)

Mit dieser nächstliegenden Bedeutungsmöglichkeit müssen wir uns auseinandersetzen und erörtern, ob wir es mit einer Anpassungserscheinung zu tun haben.

Es muss vorher aber noch darauf hingewiesen werden, dass die Brustflossen der frisch geschlüpften Forellen als provisorische Atemorgane selbst nicht in Betracht kommen, da die Blutgefässversorgung der Flosse in dem uns interessierenden Stadium viel zu spärlich ausgebildet ist.

Nach Grodzinski (1931) verläuft bei den frisch geschlüpften Tieren ein der unpaaren Aorta entspringendes Gefäss, das an der Basis der Brustflosse ein kleines Gefässnetz in die Flossenmuskeln (Ab- und Adduktoren) abgibt, in einem Bogen, meist dem Rande der basalen Skelettplatte dicht anliegend über die Flossenfläche; es ist das Vas basale, die spätere Arteria basalis. Parallel einem kleinen Teil dieses Gefässes läuft die spätere Vena basalis. Bei den 15—17 mm langen Forellen „wachsen kurze und stumpfe Sprossen vom Vas basale in den apikalen Abschnitt der Flosse. Bald verlängern sich diese Sprosse sehr stark, anastomosieren miteinander und bilden auf diese Weise ein indifferentes grobmaschiges Netz. Das Netz wächst schnell in die Länge aus und nähert sich mit seinen Ausläufern dem Aussenrande der Flosse" (p. 572). Nach den Zeichnungen von Grodzinski zu schliessen, ist dieses Gefässnetz zu gering, als dass es als wirksame Atemfläche in Betracht kommen könnte. Zudem tritt es ja erst gegen Ende der erste Phase der Brustflossenbewegungen in Erscheinung. Seine Ausbildung steht vielmehr in Zusammenhang mit der Entwicklung der Flossenstrahlenanlagen; es sind die zukünftigen Strahlengefässe.

Diese Bemerkung war notwendig, da ein Fall bekannt ist, wo die Brustflossen echte provisorische Atemorgane zu sein scheinen. Die Embryonen von *Symbranchus marmoratus* (Taylor, 1914) schlüpfen auch mit relativ grossen Brustflossen, die aber mit einem reichen Kapillarennetz versorgt sind, das sie ganz rot erscheinen lässt. Sie werden während der ersten Zeit nach dem Schlüpfen ständig ruckartig hin- und herbewegt. Anfänglich nimmt ihre relative Grösse noch zu, später aber, wenn die Kiemenatmung voll ausgebildet ist, schrumpfen sie und werden zum grössten Teil abgeworfen.

Es bleibt also zur Diskussion die Bedeutung als Atemhilfsmechanismus. Wenn die Brustflossen eine echte derartige Einrichtung sind, wie etwa der Visceralapparat bei den adulten Fischen, so müssen meiner Ansicht nach die drei folgenden biologischen Bedingungen erfüllt sein:

1. Der betreffende Mechanismus muss einen Wasserstrom über ein Atemorgan oder eine Atemfläche erzeugen.
2. Diese Bewegungen des Mechanismus werden durch den CO_2- und indirekt auch den O_2-Gehalt des Wassers reguliert.
3. Das Atemorgan oder die Atemfläche wird nicht schon anderswie ventiliert, d. h. es besteht eine biologische Notwendigkeit für den Hilfsmechanismus.

Auf diese drei Bedingungen hin soll nun der Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle geprüft werden, und am Schluss mögen auch andere Arten damit verglichen werden.

1. Von früher her (p. 435) wissen wir, dass die Brustflossen einen Wasserstrom erzeugen, der den vorderen und mittleren Oberteil des Dottersackes berührt. Dessen Blutgefässnetz ist nach KRYZANOVSKY (1934) „das einzige larvale Atemorgan bei den *Salmonidae*" (p. 31). Im gleichen Satz schreibt dieser Autor vorher: „Beim *Salmo*... entwickeln sich der funktionierende Visceralapparat und die definitiven Kiemen bedeutend früher, als die Reduktion des Dottersack-Gefässnetzes eintritt..." Unter normalen Bedingungen, d. h. in frischem, durchlüftetem und kühlem Wasser sind die Atembewegungen in der ersten Zeit nach dem Schlüpfen noch sehr schwach und wenig wirksam, haben aber doch die Möglichkeit, wie unsere Versuche (p. 447) u. a. a. gezeigt haben, bei CO_2-Zusatz einen wirksamen Atemstrom zu erzeugen. Dies geschieht durch eine Art „Schluckakt"; der Kiemendeckelapparat ist dadurch, dass er längere Zeit die Kiemenhöhle hinten nicht abschliessen kann (in den ersten Tagen ist sogar die letzte Kieme noch mehr oder weniger unbedeckt), noch weit davon entfernt, etwa nach dem Schema von WOSKOBOINIKOFF aktiv dabei mitzuwirken.

Am Anfang scheint also das Dottersackgefässnetz das dominierende, in frischem, durchlüftetem Wasser zuerst vielleicht fast das ausschliessliche Atemsystem zu sein. Es wird zum kleineren Teil vom Wasserstrom der Brustflossen „ventiliert". Damit ist die erste der obigen Bedingungen wenigstens teilweise erfüllt.

2. Wir haben früher gesehen (p. 447/448), dass beim Brustflossenrhythmus der 1. Phase im Gegensatz zu den Atembewegungen durch CO_2-Zusatz oder auch durch O_2-Mangel (ausgekochtes Wasser) im Durchschnitt praktisch keine Frequenzerhöhung (im Mittel ca. 2½%) zu erzielen ist. Obwohl die Amplitude aus den dort angegebenen Gründen nicht berücksichtigt wurde, konnte doch an ihr auch nie eine auffallende Änderung beobachtet werden. Ich bin damals (p. 448) zum Schluss gekommen, dass dem Brustflossenrhythmus keine Regulationsleistung zukommt. Eine Regulation ist auch nicht in dem Sinne vorhanden, dass etwa der Rhythmus in gut durchlüftetem Wasser gelegentlich länger unter-

brochen wäre, sondern der Brustflossenrhythmus ist im statistischen Mittel von einer monotonen Konstanz.

Mit dem Fehlen jeglicher sichtbarer Regulation ist die zweite der gestellten Bedingungen nicht erfüllt.

Dass aber das Gesamtatmungssystem der frisch geschlüpften Forelle nicht ganz ohne Regulation zu sein scheint, zeigen gerade die erwähnten Versuche von p. 447. Bei CO_2-Zusatz oder auch in ausgekochtem Wasser tritt die gewöhnliche Atemregulation in Funktion, indem die Bewegungen des Visceralapparates schneller und vor allem stärker werden, weshalb sie damals ja auch als „Test" benutzt werden konnten. Doch wird unsere Frage dadurch nicht berührt.

3. Kryzanovsky (1934) schreibt in der schon oben zitierten Arbeit: „Die Larven vieler Fische haben keine Hilfsorgane, dafür aber nutzen sie Bedingungen der Umgebung aus. *Salmonidae* legen die Eier in fliessendem und reichlich Sauerstoff enthaltendem Wasser ab, wodurch die am Boden liegenden unbeweglichen Larven vollständig befriedigt werden." (p. 42.) Diese Aussage gibt also der berechtigten Auffassung Ausdruck, dass die jungen Forellen keinen Atemhilfsmechanismus nötig haben, ist aber im übrigen für uns nicht entscheidend, da daraus nicht hervorgeht, ob der Autor Kenntnis von Brustflossenbewegungen der geschlüpften Salmoniden hatte. Dies scheint eher zweifelhaft, wenn man u. a. in seiner Zusammenfassung liest: „Eine indirekte Beziehung zu den Atmungsorganen haben die Brustflossen... unterstützen den Atemprozess durch eine Zuströmung des Wassers zum Dottersackgefässnetz..." (p. 53.)

Zur Prüfung des dritten der obigen Punkte müssen wir die Lebensbedingungen der Forellenbrutstätten näher kennen lernen. Zunächst sei daran erinnert, dass die Forellen typische Winterlaicher sind (November bis Januar, nach Remane (1923)). Die Weibchen legen ihre Eier in Bächen und Flüssen in flache Kiesmulden, die sie durch Schwanzbewegungen im Kiesbett aushöhlen, und decken sie nach ihrer Ablage wieder mit Kies zu. Nach Hein (1906) bleibt die Brut nach ihrem Schlüpfen ca. 5½—6 Wochen (bei etwa 8½°) darin versteckt, also bis etwa zum Ende der Übergangsphase der Brustflossenbewegungen.

Über die Lebensbedingungen in diesen Brutstätten geben Demoll und Wohlgemuth (1921) einige Daten. Durch Versuche

konnten sie zeigen, „dass keine getrennten Ströme über und in dem Kies laufen, sondern, dass das Wasser den Kies ständig bis in die Tiefe durchwühlt. Dies gilt wenigstens vom Kies mit einer Korngrösse, wie sie etwa von den Forellen als Brutstätten benutzt wird. Die starke Durchströmung bringt natürlich auch eine starke Sauerstoffversorgung der im Kies heranwachsenden Brut mit sich." (p. 167.) Da die Forellen nur in sauerstoffreichen Gewässern leben, und da die Brut während der kältesten Jahreszeit sich entwickelt, erkennt man, dass die Sauerstoffanreicherung des durchströmenden Wassers sehr gross ist.

Obwohl anzunehmen ist, dass die Forellenbrut gegen zu starke Strömung im Kiesbett geschützt ist, worauf die beiden zuletzt genannten Autoren hinweisen, sind die äusseren Atmungsbedingungen die denkbar günstigsten, da die Keime samt ihrem Dottersack wohl ständig von einem leichten Strom von frischem, sauerstoffreichem Wasser bestrichen werden. Unter solchen Umständen erscheint ein Atemhilfsmechanismus überflüssig (was KRYZANOVSKY zu dem oben zitierten Satz veranlasst haben mag). Die 3. Bedingung wird m. E. also nicht oder höchstens in ganz ungenügendem Masse erfüllt.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, dass nur eine der drei Bedingungen teilweise erfüllt ist, nämlich die erste, und müssen daraus den Schluss ziehen, dass zwar eine Atemhilfsfunktion des Brustflossenrhythmus in seiner 1. Phase bei der Forelle anscheinend angedeutet ist, dass sie aber nicht dessen besondere Bedeutung sein kann, und dass vor allem dabei keine Anpassungserscheinung vorliegt.

Vielleicht ist der Einwand möglich, dass sich die Tiere ja dort aufhalten, wo sie die Strömung nicht mitnimmt, und dass daher die lokale Ventilation der Dottersackoberfläche unzureichend ist, so dass diese Aufgabe die Brustflossen übernehmen, und dass in diesem Falle auch zu verstehen wäre, warum keine Regulation des Rhythmus vorhanden ist, da die Brut in einem konstant güngstigen Milieu sich befindet. Der Brustflossenrhythmus wäre dann also eine Art „doppelter Sicherung". Trotzdem scheint es mir, man würde zu viel Zweckmässigkeit dahinter sehen, wenn man über die obigen Schlussfolgerungen hinausgehen wollte.

Eine Stütze findet diese Auffassung in dem Ergebnis der Versuche von Demoll und Wohlgemuth (1921) über die Sauerstoffzehrung der Forellenbrut. „Die Dotterbrut ist... hinsichtlich der Sauerstoffzehrung wesentlich anspruchsloser als die weiter herangewachsene", trotzdem sie eine doppelt so hohe Stoffwechselintensität als diese besitzt. „Wir haben also hier den Fall, dass die Dotterbrut die höchste Stoffwechselintensität besitzt, dass sie aber bei sauerstoffärmerem Wasser auskommt, da sie am stärksten die Fähigkeit ausgebildet hat, den vorhandenen Sauerstoff dem Wasser zu entnehmen." (p. 168.)

Die gleiche Bedeutungsmöglichkeit wie die eben erörterte stellt sich auch zur Diskussion für die Brustflossenbewegungen während der anfänglichen Ruheperiode des jungen Hechtes, der ja in biologischer Hinsicht von der jungen Forelle z. T. sehr abweicht. Es seien daran wieder die drei oben an ein Atemhilfsorgan gestellten Bedingungen geprüft.

1. Hier gilt dasselbe wie bei der Forelle: Die Brustflossen erzeugen einen Wasserstrom, der einen Teil der Dottersackoberfläche, die nach Kryzanovsky (1934) das einzige larvale Atmungsorgan ist, ventiliert. D. h. die 1. Bedingung ist auch wieder teilweise erfüllt.

2. Die Beobachtungen über die möglichen Beziehungen zwischen Brustflossen- und Atemrhythmus (p. 465 unten), so wie einige wenige Versuche lassen vermuten, dass hier eine Art von Regulation des Brustflossenrhythmus vorhanden ist, in dem Sinne, dass hauptsächlich das Verhältnis Tätigkeit : Stillstand reguliert würde. Man kann wohl annehmen, dass in einem gewissen Masse die 2. Bedingung erfüllt ist.

3. Ist die Dottersackoberfläche auf eine Ventilation durch die Brustflossen „angewiesen" ? Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir beachten:

a) In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, wo die Mund- und Kiemenspalten noch geschlossen sind, ist der Dottersack das hauptsächlichste Atemorgan und scheint besonders daran „angepasst" zu sein, dadurch, dass „durch die diffuse Verteilung der Blutkörperchen auf dem Dottersack die beste

Ausnützung der Oberfläche erreicht" wird. (SCHINDLER, 1935, p. 148.) Aber gerade in dieser massgebenden Phase sind die Brustflossen noch vollständig ruhig. Diese beginnen ihre Tätigkeit erst, wenn sich auf dem Dottersack eigene Blutbahnen ausbilden. Man kann darin einen Zusammenhang erblicken, dass nunmehr der Dottersack wegen der verkleinerten Atemoberfläche besser ventiliert sein müsse. Da aber zur gleichen Zeit auch die eigentlichen, wenn auch noch schwachen Atembewegungen beginnen, kann man ebenso gut eine Korrelation hierzu sehen. Denn es ist durchaus möglich, dass die Kiemen in diesem Moment in geringem Masse funktionstüchtig sind, was aus einer Andeutung von KRYZANOVSKY (1934) hervorgeht: „Bei diesen Larven (nämlich u. a. a. des Hechtes. Verf.) entwickeln sich die Kiemen sehr früh und sind schon im Moment der vollen Reduktion des Dottersack-Atmungssystems funktionsfähig. Bei der Larve von *Esox* sind schon ziemlich beträchtliche Anlagen der Kiemen vorhanden, obgleich das Dottersack-Atmungssystem schon (sollte vielleicht „noch" heissen ? Verf.) gut entwickelt ist." (p. 24.)

b) Die Hechte sind Frühjahrslaicher (Februar bis Mai, nach REMANE (1923)). Nach „BREHMS Tierleben" werden die Eier „auf seichten, mit Wasserpflanzen bewachsenen Stellen am Ufer der Gewässer, gern auch auf überschwemmte Wiesen... abgelegt." Die an solchen Stellen, infolge einer durch Sonnenbestrahlung hervorgerufenen Erwärmung des Wassers, möglichen ungünstigeren Sauerstoffverhältnisse werden wohl durch die Sauerstoffproduktion der Pflanzen kompensiert.

c) Wie wir von früher her wissen, hängen sich die jungen Hechte während ihrer anfänglichen Ruheperiode mit ihren Kopfhaftpapillen an Gegenständen, vor allem Wasserpflanzen an. KRYZANOVSKY (1934) sieht auch hierin „eine indirekte Beziehung zu den Atmungsorganen... Die Klebeorgane ermöglichen es den Larven sich anzuhängen, wodurch das Liegen auf irgendwelchen Gegenständen beseitigt wird und die vollständige Umspülung der Atmungsorgane durch das Wasser erreicht wird." (p. 53.) Die geringste Wasserbewegung kann also dem ruhig hängenden Tier frisches

Wasser zuführen. Zudem schwimmen die Tiere gelegentlich über eine kurze Strecke weg.

Zusammengefasst ergibt sich daraus, dass infolge der hängenden Lebensweise während der anfänglichen Ruheperiode schon durch kleine Wasserströmungen eine geringe Wassererneuerung auf der Dottersackoberfläche möglich ist, dass sie jedoch auf einem Teil derselben durch Brustflossenbewegungen erleichtert werden kann. Aber gerade die ersten Tage nach dem Schlüpfen, in denen diese und die Atembewegungen fehlen und die Dottersackoberfläche als Hauptatemorgan in Frage kommt, beweisen, dass jene passive „Ventilation" offenbar vollständig genügt. Die 3. Bedingung scheint mir daher nur unwesentlich erfüllt zu sein.

Aus der Prüfung der drei Bedingungen resultiert, dass während eines Teiles der Ruheperiode des geschlüpften Hechtes eine Atemhilfsfunktion der Brustflossenbewegungen zur Erleichterung der Dottersackatmung angedeutet ist. Sogar eine gewisse physiologische Regulation scheint vorhanden zu sein. Aber die Beachtung der Periode der ersten paar Tage, wo die Dottersackatmung offenbar die Hauptrolle spielt und wo ausgerechnet keine Brustflossenbewegungen vorkommen, zeigt uns, dass auch der frühe Brustflossenrhythmus beim jungen Hecht nicht als Anpassungserscheinung gedeutet werden kann, und dass die angedeutete Bedeutung als Atemhilfseinrichtung mehr zufälligen Charakter hat.

Die gleichen Betrachtungen auch auf die frühen Brustflossenbewegungen der anderen von uns beobachteten Arten auszudehnen, ist schwierig, da hier nur eine erste Übersicht vorliegt. Trotzdem soll es an einem Beispiel versucht werden, das mir geeignet erscheint und das in biologischer Hinsicht wieder ganz anders geartet ist als Forelle und Hecht: das sind die Brustflossenbewegungen des Barsches im Ei. Auch hier drängt sich die Möglichkeit einer Bedeutung als Atemhilfseinrichtung auf. „Diese Bewegungen der Brustflossen sind wohl vor allem wichtig für die Atmung, indem sie die Flüssigkeit an den Atmungsorganen vorbeitreiben; in diesem Entwicklungsstadium dient nach den Untersuchungen von Kryzanovsky vor allem die vaskularisierte Oberfläche des Dottersackes als Atmungsorgan." (Schindler, 1935, p. 143.) Beim geschlüpften Barsch, der ein Dauerschwimmer ist, ist es klar, dass

die Brustflossenbewegungen keine Atemhilfsbedeutung haben, sie helfen höchstens beim Schwimmen mit. Sie sind übrigens trotzdem auch bei seltener Ruhe des Tieres möglich. Für die Periode im Ei seien wieder unsere drei Bedingungen geprüft:

1. Die erste Bedingung ist nach dem oben zitierten Satz von SCHINDLER weitgehend erfüllt.
2. Darüber, ob eine Regulierung des Brustflossenrhythmus im Ei vorkommt, besitze ich leider keine Beobachtungen.
3. Bei der dritten Bedingung sind wir in der schon bekannten Situation. Wieder sind es nicht die Brustflossen allein, die eine Strömung im Ei erzeugen. Denn schon vor deren Tätigkeit und noch während etwa vier Tagen nach ihrem Beginn, rühren starke Krümmungsbewegungen des Embryos die Eiflüssigkeit immer wieder um; erst in den letzten zwei Tagen vor dem Schlüpfen werden sie seltener und schwächer, und schwingen die Brustflossen fast ständig, unabhängig von jenen. Wir stehen wiederum vor der Tatsache, dass die Milieuerneuerung auf der Dottersackoberfläche schon grösstenteils durch einen anderen Mechanismus besorgt wird, und dass die Brustflossen diesen Vorgang nur noch unterstützen können, dass aber keine biologische Notwendigkeit dazu vorhanden zu sein scheint. Somit ist die 3. Bedingung nicht oder nur andeutungsweise erfüllt.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich die gleiche Schlussfolgerung wie bei der Forelle und beim Hecht. Ähnliches gilt übrigens auch für die Brustflossenbewegungen im Ei bei der Forelle, bei der zudem die Eiflüssigkeit einen relativ sehr geringen Raumanteil einnimmt.

Ich habe oben schon darauf hingewiesen, dass KRYZANOVSKY (1934) einen Zusammenhang zwischen Dottersackgefässnetz und Brustflossenbewegungen zu sehen geneigt ist: „Es ist möglich, dass die Brustflossen in der Mehrzahl der Fälle als Hilfsorgane eine Bedeutung haben: sie unterstützen den Atmungsprozess durch ihre rhythmischen Bewegungen, die eine ununterbrochene Erneuerung des Wassers um den Dottersack hervorrufen. Es ist möglich, dass sich hierin eine Erklärung findet, warum die grossen und beweglichen Brustflossen sich unter den Larven mit reich entwickeltem Dottersackgefässsystem oder bei den Larven mit äusseren Kiemen

vorfinden." (p. 40/41.) Nun haben wir aber eben an den Beispielen der Forelle, des Hechtes und des Barsches gesehen, dass dieser Korrelation offenbar nicht die grosse Bedeutung zukommt, wie es auf den ersten Blick den Anschein hat.

Nach den teils negativen, teils mehr indifferenten Ergebnissen unserer Diskussion über eine erste mögliche Bedeutung der frühen Brustflossenbewegungen als Atemhilfseinrichtung fragt es sich, ob sie vielleicht eine andere spezielle Bedeutung haben. Wir wollen diese Frage nur noch am Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der Forelle zu beantworten suchen. Mir scheint hier nur eine Möglichkeit noch ernstlich in Betracht zu kommen, das ist eine zweite Atemhilfsfunktion, nämlich zur Unterstützung der Kiemenatmung Diese ist denkbar z. B. im Sinne einer „Ventilierung" der letzten Kieme, die anfänglich vom Kiemendeckel, der lange die Kiemenhöhle hinten nicht verschliesst, nur wenig bedeckt ist; oder im Sinne einer sofortigen Wegschaffung des austretenden, verbrauchten Atemwassers, das wohl auch Endprodukte des N-Stoffwechsels enthält. Eine genaue Auseinandersetzung, die aber nicht mehr unternommen sei, würde wahrscheinlich auch hier wieder zu ähnlichen Feststellungen wie bei der ersten Diskussion führen. Vor allem kann auch hier nicht von Anpassung gesprochen werden.

Sucht man nach weiteren Bedeutungsmöglichkeiten, so stösst man meiner Meinung nach nur noch auf solche von sehr untergeordneter und zweifelhafter Art. Daher nur stichwortartig aufgezählt seien:

1. Unterstützung der Blutzirkulation, die durch den Dottersackkreislauf zusätzlich belastet ist, durch die rhythmischen Bewegungen selbst.
2. Stimulation des übrigen Zentralnervensystems, ähnlich den Atembewegungen, die nach Kostojanc und Bekbulatov (1936) bei Adultfischen u. a. a. für den Tonus des Zentralnervensystems verantwortlich sein sollen.
3. Stoffwechselphysiologische Bedeutung der rhythmischen Muskelkontraktionen für die Dotterverarbeitung, da die erste Phase und die Übergangsphase zeitlich ungefähr mit der Dottersackphase der Forelle zusammenfallen (Beziehung zwischen Kohlehydrat- und Eiweisstoffwechsel ?).

Ich glaube darum hinsichtlich der Bedeutung des von uns untersuchten Phänomens behaupten zu können, dass die 1. Phase des Brustflossenrhythmus der Forelle nicht

als Anpassungserscheinung zu verstehen ist, sondern dass sie eine völlig zweckfreie Erscheinung zu sein scheint, ein „Organisationsmerkmal" (von Bertalanffy). Es sind zwar Andeutungen vor allem einer Atemhilfsfunktion s. lat. vorhanden, diese scheint aber keiner biologischen Notwendigkeit zu entsprechen und mehr zufälligen Charakter zu haben.

Ähnliches ist von den frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht, Barsch und wahrscheinlich anderen Arten zu sagen. Gerade ein Vergleich der frühen Brustflossenbewegungen von Forelle, Hecht und Barsch zeigt, dass sie unter den verschiedensten biologischen Aussenbedingungen auftreten und dass sie daher kaum mit Anpassung zu „erklären" sind.

Es ist daher denkbar, dass die frühen rhythmischen Bewegungen der Brustflossen, ähnlich wie ihre frühe Entwicklung allgemein (von Einzelheiten abgesehen) Ausdruck eines bestimmten craniocaudalen, physiologischen Gradienten im Zentralnervensystem sind. Nach dieser Auffassung würden ihre nervösen Elemente einfach durch die unmittelbare Kopfnähe früh funktionsbereit und zugleich in den für ihre Tätigkeit nötigen Erregungszustand versetzt, ohne dass eine Zweckmässigkeit oder Anpassung dahinter gesucht werden muss. In den speziellen Unterschieden hätten wir dann blosse Indikatoren für die arttypischen Strukturen und Zustände im Zentralnervensystem und deren Entwicklungsänderungen.

Vielleicht ist anhangsweise ein kurzer Vergleich mit der Bedeutung der Brustflossen bei der Forelle in der zweiten Phase ihrer Bewegungen nicht ganz uninteressant. Über diese kann wohl das Gleiche gesagt werden, was Haempel (1913, p. 12) für die Fische allgemein schreibt: „Die paarigen Flossen der Fische, Brust- und Bauchflossen, spielen für die Schwimmbewegung selbst eine ziemlich untergeordnete Rolle. Ihre Bedeutung als Steuerapparate ist indes nicht zu unterschätzen, indem sie dem Körper eine steigende oder fallende Richtung geben. Ausserdem dienen beide Flossenpaare zur Erhaltung des Gleichgewichts..." Die Forelle benutzt zudem beim Ruhen auf der Unterlage die Brustflossen als Stützen. Obwohl auf diesem Stadium die Bedeutung der Brustflossen und ihrer Bewegungen einigermassen klar feststellbar ist, so scheint sie doch biologisch von untergeordneter Bedeutung zu sein, indem die Brustflosse auch hier in erster Linie „Organisationsmerkmal" ohne grossen Anpassungswert geblieben ist.

4. Die morphologische Bewertung des Schlüpfzustandes bei Forelle und Hecht.

In der Einleitung habe ich darauf hingewiesen, dass unter den höher entwickelten Grossgruppen der Wirbeltiere, die sonst durchwegs durch eine sekundäre direkte Entwicklung (Begriff s. unten) ausgezeichnet sind, die Teleostier in der Ontogenese vereinzelt echte Larvenmerkmale oder Andeutungen von solchen aufweisen. Solche Unterschiede im Entwicklungstypus dieser Gruppe mögen z. T. die Unsicherheit in der Bezeichnung der frisch aus dem Ei geschlüpften Teleostierstadien erklären. Die meisten Autoren nennen diese „Larven". Andere hingegen sind vorsichtiger bei der Anwendung dieses Begriffes. So schreibt Haempel (1913): „Die jungen Fischchen pflegt man allgemein als Larven zu bezeichnen... Als echte Fischlarven können wir... nur... ansprechen: ... die des Aales *(Anguilla)* und jene der Plattfische (Pleuronektiden)." (p. 120.) „Was nun die Jugendformen aller anderen Fische betrifft, so ist man eigentlich keineswegs berechtigt, sie als echte Larven anzusehen, wenngleich sie sich in mancher Weise von den erwachsenen Tieren unterscheiden." (p. 122.)

Es scheint aber noch ein anderer Grund für jene Unsicherheit in der Bezeichnungsweise vorhanden zu sein. Das ist das Fehlen eines wirklich objektiven Kriteriums in der bis vor kurzem allgemein gültigen Definition der Larve (= ein beim Verlassen der Eihüllen oder des Mutterkörpers dem Adulten mehr oder weniger unähnlichen Stadium). 1941 traten Geigy und Portmann diesem Mangel durch eine schärfere morphologische Fassung der Metamorphose entgegen (Definition s. weiter unten). Daraus ergibt sich auch sofort eine klare Definition der Larven (= „Entwicklungsstadien, die auf Embryonalstadien folgen, sich von ihnen aber durch besondere transitorische Bildungen („Larvenorgane") unterscheiden, deren Funktion in diese Entwicklungsperiode fällt" (p. 736)).

Geigy und Portmann bestätigen die oben zitierte Auffassung von Haempel und nennen eine Entwicklung, wie sie den meisten Teleostiern eigen ist, wegen der Komplizierung des embryonalen Teiles der Ontogenese durch die Ausbildung besonderer transitorischer Dotterorgane „sekundäre direkte Entwicklung" oder „Entwicklung mit abhängigen Embryonen" (Dotterversorgung der Embryonen durch den Mutterkörper).

Am Beispiel der Forelle und des Hechtes werden wir nun in einem etwas allgemeineren Rahmen den speziellen Beitrag der frühen Brustflossenbewegungen zu diesem Problemkreis zu diskutieren versuchen.

Forelle: Sie zeigt im Schlüpfzustand einerseits noch typisch embryonale Merkmale, wie z. B. den protocerken Saum, den Dottersack (als typischen Embryonalanhang), andererseits aber auch schon Jungtiermerkmale, wie das Vorhandensein der Mund- und Kiemenöffnung und, in physiologischer Hinsicht, der Atembewegungen. Meist sind die Jungtiermerkmale erst in Andeutungen (z. B. Anlagen der Unpaarflossen) oder ersten Entwicklungsstadien (z. B. Pigmentierung) vorhanden. Aber, und dies ist besonders wichtig, wir finden keine Bildungen, die zusätzlich und transitorisch, also larval, wären. Demnach gehört die Forelle zu den Formen mit (sekundärer) direkter Entwicklung. Diese führt ohne Metamorphoseerscheinungen 1½—2 Monate nach dem Schlüpfen (bei 8°) zu dem Zustand eines richtigen Jungfisches.

Zu diesem Zeitpunkt ist der Dotter verschwunden, die Körpergestalt ist adultähnlich, die Pigmentierung ist zum Juvenilkleid der Forelle geworden (Pomini, 1939, p. 390). Bei unserer Wachstumsanalyse verschiedener Organe haben wir gesehen, dass das relative Wachstum der untersuchten Organe um jene Zeit sukzessive mehr oder weniger isometrisch wird (s. Abb. 5), zuerst bei der Brustflosse (bei 26 mm langen Tieren), am spätesten beim Operkel (bei ca. 34 mm langen Tieren), der allerdings schon vorher nur schwach positiv allometrisch zunahm. Adultähnlich werden auf diesem Stadium auch die Brustflossenbewegungen und das allgemeine Verhalten. Die Forelle ist zum Jungfisch geworden und scheint mehr oder weniger ihre endgültige Lebensform erreicht zu haben. Als eines der ersten Anzeichen hierfür können wir u. a. das Eintreten der Brustflossenbewegungen in die 2. Phase ansehen.

Die Zeit vom Schlüpfmoment an (eigentlich schon von einem Stadium im Ei an, wo der äussere Atemapparat funktionsbereit wird (Körperlänge 10—11 mm)) bis zum Erreichen des adultähnlichen Jungfischstadiums ist eine transitorische Entwicklungsperiode, die durch ein in seinen Anteilen sich ständig änderndes Nebeneinander von Embryonal- und Jungtiermerkmalen ausgezeichnet ist, nicht aber durch Larvenbildungen. Daher ist die

Bezeichnung „Larve“ für dieses Zwischenstadium nicht zulässig. Berechtigter scheint die Benennung „Jugendform“ zu sein, obwohl man auch hier auf Schwierigkeiten stösst wegen des (abgestuften) embryonalen Gepräges dieses Stadiums. Eine solche Diskussion gehört aber nicht mehr zur Aufgabe dieser Arbeit. Vielmehr haben wir in diesem Zusammenhang ein anderes Problem zu erörtern.

Wir haben in der Einleitung darauf aufmerksam gemacht, dass es angesichts der dort skizzierten Ontogeneseverhältnisse bei den Teleostiern theoretisch nicht von vorneherein ausgeschlossen ist, auch bei den sich anscheinend eindeutig direkt entwickelnden Formen noch Andeutungen larvaler Merkmale finden zu können. Eine solche glaubt man auf den ersten Blick im Brustflossenrhythmus der 1. Phase bei der jungen Forelle vor sich zu haben. Denn einerseits sind diese Bewegungen der zudem sehr gross erscheinenden Brustflossen nicht mehr als embryonal zu bezeichnen, andererseits aber scheinen sie in ihrem Wesen ganz von denjenigen der Jung- und Adultfische (2. Phase) abzuweichen.

Wir wollen daher auf Grund unserer Beobachtungen zu analysieren versuchen, ob sie irgend welchen larvalen Charakter besitzen oder ob sie sich doch in das Gesamtbild einer direkten Entwicklung einfügen. Einer solchen Analyse legt sich aber zunächst eine grosse Schwierigkeit in den Weg. Denn die Kriterien, die Geigy und Portmann (1941) (und Geigy (1941)) für eine indirekte Entwicklung mit Larvenstadien geben, sind mehr oder weniger rein morphologischer Art. In unserem Falle handelt es sich jedoch um physiologische Erscheinungen, die zur Diskussion stehen. Doch lohnt sich ein solcher Versuch, weil er vielleicht abklären kann, ob auch physiologische Merkmale zur Einordnung irgend einer tierischen Ontogenese herangezogen werden können oder nicht.

Wir werden so vorgehen, dass wir an Hand der drei Hauptprozesse, die von Geigy und Portmann (1941, p. 736) als hinreichende Bedingungen für eine echte Metamorphose angegeben werden, zu entscheiden versuchen, ob beim Brustflossenrhythmus solche Metamorphoseerscheinungen auftreten oder nicht. Wenn wir nämlich keine Metamorphose bei den Brustflossenbewegungen aufzeigen können, dann kann auch der Brustflossenrhythmus der 1. Phase nicht als „larval“ bezeichnet werden.

Die drei Hauptprozesse, auf die jede echte Metamorphose zurückgeführt werden kann, sind:

1. „.... A b b a u bestimmter Körperpartien oder Organe...; ... die transitorischen, l a r v a l e n B i l d u n g e n."
2. „.... N e u a u f b a u gewisser Partien aus Anlagen, die bisher in embryonalem Zustand verharrten und nun zur Entwicklung und Ausdifferenzierung kommen. ... die a d u l t e n B i l d u n g e n (...)."
3. „.... W e i t e r b e s t e h e n gewisser Partien, die sich durch die Metamorphose „hindurchretten", sie überdauern und in den adulten Organismus übernommen werden, entweder ohne sichtbare Begleiterscheinungen oder nach Überwindung einer inneren Krisis (...) ... die von Anfang an definitiven l a r v o - a d u l t e n B i l d u n g e n." (Geigy, 1941, p. 484.)

Bei einer direkten Entwicklung haben wir keine solche Umwandlung, sondern eine allmähliche Weiterentwicklung.

Da die Metamorphose ihrem Wesen nach ein Gestaltungsvorgang ist, dürfte es, wie gesagt, nicht leicht sein, diese morphologischen Kriterien auf physiologische Vorgänge allgemein zu übertragen. Zudem sind Funktionen nicht immer so leicht abzugrenzen wie Strukturen. Eine solche Übertragung soll daher nur an diesem ganz speziellen Beispiel des Brustflossenrhythmus versucht werden.

Was zunächst noch die morphologische Entwicklung der Brustflosse anbetrifft, so entspricht sie, rein qualitativ betrachtet, einer direkten Entwicklung. Nicht so einfach verhält sich das relative Wachstum der Flosse. Die eingeschaltete isometrische Wachstumsetappe gibt der 1. Phase einen gewissen Eigenwert, der dem oberflächlichen Blick etwas „Larvales" vortäuschen könnte. Aber hier lassen sich die obigen Kriterien (Abbau, Weiterbestehen, Neuaufbau) nicht einfach anwenden, schon besonders deshalb nicht, weil vorläufig über die kausale Seite dieses Wachstums nichts ausgesagt werden kann. Die Frage nach der Bewertung dieses isometrischen Wachstums muss also offen gelassen werden, wenn sie nicht voreingenommen beantwortet werden soll.

In der Entwicklung der Bewegungen der Brustflossen fällt uns eine Phase auf, die den Anschein einer „Metamorphose" derselben macht, nämlich die Übergangsphase (der „Ruherhythmus" der 1. Phase wird scheinbar „abgebaut", und die eigentlichen lokomotorischen Bewegungen der 2. Phase „aufgebaut"). Diese ist also die kritische Phase, die wir einer Überprüfung hinsichtlich der drei

genannten Bedingungen unterziehen müssen, unter denen wir aber unser Hauptaugenmerk fast ausschliesslich auf die 1. Bedingung zu richten brauchen; denn bei der Suche nach larvalen Merkmalen ist zunächst das Ausschlaggebende, ob während einer bestimmten Entwicklungsperiode etwas abgebaut wird. Aus unseren Beobachtungen ergibt sich nun Folgendes:

Das Abnehmen und allmähliche Verschwinden des in der 1. Phase ununterbrochen tätigen „Ruherhythmus" der Brustflossen (= Rhythmus am ruhigen Tier) während der Übergangsphase hat auf den ersten Blick den Charakter eines Abbaus einer transitorischen, larvalen Funktion (1. Bedingung). Aber die genauere Beobachtung der Brustflossenbewegungen während ihrer Entwicklung lässt erkennen, dass diesem scheinbaren Abbau weniger ein Verschwinden entspricht als vielmehr ein Hinzukommen von etwas Neuem. Denn was in der 2. Phase verschwunden ist, ist nur der Brustflossenrhythmus am *ruhigen* Tier. Sobald sich dieses bewegt, taucht der Rhythmus an sich wieder auf, jedoch unter veränderten und ständig wechselnden Bedingungen, da er jetzt ganz in das allgemeine Lokomotionssystem eingeschaltet ist. M. a. W. wird also der Rhythmus an sich nicht abgebaut, sondern er bleibt, wenn auch z. T. nur in funktionsbereitem Zustand (ohne in Erscheinung zu treten), weiterbestehen. Dadurch aber, dass er in den allgemeinen Bewegungsapparat eingebaut wird, kommt er in völlige Abhängigkeit „höherer" Zentren, was am ruhigen Tier sogar zur vollen Hemmung führt. Diese ganzen Änderungen, die während der Übergangsphase an den Brustflossenbewegungen vor sich gehen, scheinen mir in übertragenem Sinn am ehesten einer „Differenzierung" derselben vergleichbar. Die Aufbauprozesse, die dazu führen, fügen sich aber ganz in den Rahmen einer direkten Entwicklung.

Mehr Beweiskraft für die Auffassung, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase keine transitorische, larvale Erscheinung ist, und dass ein eigentlicher Abbau derselben nur vorgetäuscht wird, haben die von Holst'schen Versuche (s. p. 477 ff.). Wir haben gesehen, dass, wenn den dort untersuchten Fischen (unter denen zwar die Forelle nicht vertreten war) das Zentralnervensystem in der vorderen Medulla durchschnitten wurde, verschiedene Flossen dieser „Medullafische", u. a. a. die Brustflossen, nach Überwindung des Operationsschockes mit der Zeit spontan und

ununterbrochen bis zum Tode des Tieres rhythmisch zu schlagen begannen. Wir haben schon früher damit die Brustflossenbewegungen der 1. Phase verglichen. Wäre der Rhythmus wirklich „abgebaut" worden, könnte er nicht wieder in alter Form hervorgerufen werden, wenn auch die Bedingungen, unter denen dies eintritt, etwas künstliche sind.

In diesem Zusammenhang ist nicht ganz unbedeutend, dass der „Ruherhythmus" am Ende der Übergangsphase nicht dadurch verschwindet, dass seine Frequenz null wird, obwohl sie abnimmt, sondern durch Nullwerden der Amplitude.

Endlich seien noch die experimentellen Ergebnisse am Brustflossenrhythmus herangezogen, um an ihnen unsere Frage zu prüfen:

1. Die Versuche über die Beeinflussung der Frequenz des Brustflossenrhythmus durch M.S. 222 (p. 440 ff.) zeigen zunächst nur Entwicklungsänderungen physiologischer Art am Ende der 1. Phase und während der Übergangsphase an wobei sie zugleich eine quantitative Trennung beider Phasen zu ermöglichen scheinen. Da über den genauen Ansatzpunkt dieses Narkotikums noch nichts bekannt ist, kann das obige Resultat vorläufig zu unserer Frage in dieser Hinsicht nicht viel beitragen. Aber der Vergleich mit den Atembewegungen hat den hier wichtigen Tatbestand ergeben, dass in der Frequenzbeeinflussung bei beiden Rhythmen eine gewisse Parallelität im Durchschnitt vorhanden ist. Dies scheint immerhin zu zeigen, dass nichts im Verhalten der Frequenz des Brustflossenrhythmus gegenüber M.S. 222 auf eine zusätzliche, larvale Eigenschaft schliessen lässt; sonst müssten wir ja auch dem Atemrhythmus in einem gewissen Grade larvale Züge zubilligen, was sehr unwahrscheinlich ist. Es scheinen vielmehr zu dieser Zeit immer noch ganz allgemeine Entwicklungsvorgänge im Nervensystem vor sich zu gehen, die nichts mit Metamorphose zu tun haben. Auf solche Prozesse weisen auch früher kurz erwähnte Versuche mit M.S. 222 hin, aus denen sich ergab, dass die Bestimmung derjenigen Konzentration des Narkotikums, in der gerade noch durch Klemmen der Schwanzspitze eine Bewegungsreaktion bei den kleinen Forellen ausgelöst werden kann, in

der 1. Phase relativ unsicher und erst in der Übergangsphase eindeutig wird.

2. Die CO_2-Versuche, aus denen beim Brustflossenrhythmus im Gegensatz zu den Atembewegungen praktisch keine Frequenzänderung bei CO_2-Zusatz zum Wasser resultierte, sind insofern hier wichtig, als sie zeigen, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase nicht für eine oben als sehr zweifelhaft erkannte Atemhilfsfunktion mit einer speziellen Frequenzregulierung von transitorischem, larvalem Charakter ausgestattet ist.

Wie ja überhaupt aus unserer Bedeutungsanalyse hervorgeht, ist es nicht möglich, eine bestimmte biologische Bedeutung der Brustflossenbewegungen der 1. Phase glaubhaft zu machen. Auch von dieser Seite her scheint nichts auf Larvenstruktur hinzudeuten.

Was schliesslich die geringen Änderungen in der Temperaturabhängigkeit der Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen anbetrifft, so lassen sie keine Schlussfolgerungen zu unserer Frage zu. Denn die physiologischen Vorgänge, die die Frequenz des Rhythmus und die Form ihrer Temperaturabhängigkeit bedingen und wahrscheinlich sehr komplexer Natur sind, sind noch ganz unbekannt.

Aus dem Gesagten muss man schliessen, dass der Brustflossenrhythmus der 1. Phase keine zusätzliche transitorische, also larvale Tätigkeit ist, da er ja später nur überdeckt wird, ohne wirklich verschwunden zu sein. Er scheint auch kein Merkmal an sich zu haben, das man als larval bezeichnen könnte. Daher kann die Übergangsphase nicht als „Metamorphoseperiode" bewertet werden. Sie scheint eher einer „Differenzierungsphase" der Brustflossenbewegungen gleichzukommen, indem der primär gegebene, monotone Rhythmus in den umfassenderen, allgemeinen Lokomotionsapparat eingebaut wird, unter dessen neuen Systembedingungen er ständigen Modifikationen unterworfen ist. Die 1. Phase hat noch fast embryonalen, wenigstens weitgehend „undifferenzierten" Charakter und ist in gewissem Sinne fast vergleichbar einer Organanlage. Die Änderungen während der Entwicklung der Brustflossenbewegungen fügen sich daher in den Rahmen einer direkten Entwicklung ein.

Hecht: Da wir beim Hecht auch einige genauere Beobachtungsdaten besitzen, wollen wir versuchen, die Bewertung der frühen Brustflossenbewegungen ebenfalls auf diese Art auszudehnen.

Der Hecht schlüpft auf rein embryonaler Stufe aus dem Ei: Mund- und Kiemenöffnung sind noch nicht durchgebrochen, im protozerken Saum sind noch keine Andeutungen der unpaaren Flossen vorhanden, die Brustflossen sind noch vollständig ruhig, ein relativ grosser Dottersack, als typischer Embryonalanhang, ist vorhanden. Die Schwimmbewegungen des Rumpfes sind allerdings schon weitgehend koordiniert. Als embryonal kann vielleicht auch die diffuse Blutverteilung auf dem Dottersack gedeutet werden. Nur ein Organ macht eine Ausnahme: die Haftpapillen am Kopf. Diese ermöglichen die hängende Lebensweise während der anfänglichen Ruheperiode und sind zusätzlich und transitorisch (sie beginnen erst etwa 10—12 Tage nach dem Schlüpfen abgebaut zu werden). Es handelt sich also um ein vereinzeltes, ganz isoliertes Larvenmerkmal im Entwicklungsgang des Hechtes, der sonst in morphologischer Hinsicht durchaus direkt verläuft. Hier haben wir also wieder einen jener Fälle mit larvalen Andeutungen in der Ontogenese, die wir als seltene Ausnahmen da und dort unter den Teleostiern erwarten dürfen.

Was nun den Brustflossenrhythmus anbetrifft, so setzt er, wie wir gesehen haben (p. 464) normalerweise 3—5 Tage nach dem Schlüpfen der Tiere ein. Ist er einmal vorhanden, dann ändert er sich seinem Wesen nach nicht mehr in der Entwicklungsperiode, während der ich die Hechte beobachtete (in Einzelfällen war mir dies bis zu ca. 35 mm Körperlänge möglich, bei der sie der äusseren Gestalt nach schon mehr oder weniger richtige Jungfische geworden sind). In dieser Hinsicht tritt also nicht wie bei der Forelle eine Phase ein, die oberflächlich einer Metamorphose gleicht. Was sich hingegen in jener Zeitspanne geändert hat, sind die zentralen Beziehungen des Rhythmus. Wir haben gesehen, dass anfänglich eine gewisse physiologische Beziehung zum Atemrhythmus besteht (s. p. 465), und dass nach der Ruheperiode der Tiere die Brustflossenbewegungen weitgehend mit den Rumpfbewegungen gekoppelt zu sein scheinen.

In Bezug auf die Eigenschaften der Brustflossenbewegungen haben wir also in den letzten Tagen der Ruheperiode der Hechte

wieder eine Phase, die oberflächlich Andeutungen von Metamorphoseerscheinungen zu zeigen scheint, indem hier eine Eigenschaft des Brustflossenrhythmus scheinbar „abgebaut" wird, eine andere „neuaufgebaut". Bei näherer Prüfung verhält es sich aber ähnlich wie in der Übergangsphase bei der Forelle. Diese Kopplung mit den Rumpfbewegungen bedeutet auch wieder die Einbeziehung des Rhythmus in den allgemeinen Lokomotionsapparat, der erst um diese Zeit ständig in Funktion zu treten beginnt, während er vorher nur sporadisch tätig war, und der später offenbar noch allmählichen Änderungen zentralnervöser Art unterworfen ist. Was nun die vorangegangenen Beziehungen zum Atemrhythmus betrifft, so stellen sie Erscheinungen dar, die sehr wahrscheinlich auf bestimmten zentralnervösen Bedingungen auf diesem Entwicklungsstadium beruhen. Es ist denkbar, dass das Atemzentrum in der Medulla, die wohl auf diesem Stadium in erster Linie als Quelle des nötigen Erregungszustandes für den Rhythmus angesehen werden muss, auf diesen Prozess der Erregungssteigerung einen gewissen Einfluss hat. Darauf deuten gerade jene Beobachtungen über die leichte Frequenzsteigerung der Atembewegungen vor dem Einsetzen der Brustflossenvibrationen hin (p. 465 unten).

Ein Vergleich mit den Medullafischen ist schwierig, da im allgemeinen „bei ihnen nach dem Eingriff die Atmung erlischt. In einer Reihe von Fällen traten aber unvollkommene, seltene Atembewegungen (der Kiemendeckel) später wieder auf, und zwischen diesen und den Flossenrhythmen zeigten sich deutliche Beziehungen." (Von Holst, 1939 *a*, p. 290.) Nach Beobachtungen an Medullapräparaten von Haien hält es von Holst für „wahrscheinlich, dass das periodische spontane Ein- und Aussetzen der Flossenrhythmen unter gewissen Bedingungen, auch bei unseren Präparaten unmittelbar auf medullären Einflüssen beruht." (p. 291.) Wir haben schon früher den immer wieder unterbrochenen Brustflossenrhythmus des jungen Hechtes mit solchen pausenbildenden Rhythmen verglichen.

Obwohl wir gerade auf Grund ihrer variierenden Tätigkeit den frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht gewisse Andeutungen einer Atemhilfsfunktion, die aber keiner biologischen Notwendigkeit zu entsprechen scheint (s. p. 486/488), nicht vollständig absprechen konnten, so weist doch nichts an ihnen auf larvale Eigenschaften hin. Die Situation ist die ähnliche wie bei der Forelle.

Die beschriebenen Erscheinungen beim Hecht können entweder als dauernde Eigenschaften angesehen werden, die normalerweise vollständig verdeckt werden durch die Einbeziehung des Brustflossenrhythmus in den Gesamtbewegungsapparat, oder aber als Begleiterscheinung von Entwicklungsprozessen und damit verbundenen Zustandsänderungen im Zentralnervensystem. So oder so spricht nichts gegen eine direkte Entwicklung.

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der ununterbrochene Brustflossenrhythmus der frisch geschlüpften Forelle gewinnt besonderes Interesse, da er auf den ersten Blick eines der bei Teleostiern sehr seltenen larvalen Merkmale darzustellen scheint.

2. Rhythmische Brustflossenbewegungen beginnen bei der Bachforelle schon im Ei, ca. 14 Tage vor dem Schlüpfen, beim Herausnehmen des Embryos aus dem Ei bereits 3 Tage früher. Im Ei sind die Bewegungen meist immer wieder unterbrochen.

3. Erst ausserhalb des Eies, natürlicherweise nach dem Schlüpfen der jungen Bachforellen, setzt ein ununterbrochener Brustflossenrhythmus ein. In Bezug auf dessen Entwicklung beim geschlüpften Tier habe ich drei Phasen unterschieden: 1. Phase, Übergangsphase und 2. Phase. Ihre Eigenschaften finden sich in der Übersicht auf p. 439 zusammengefasst.

4. Für die Frequenz des „Ruherhythmus" der Brustflossen bei der Bachforelle werden einige experimentelle Daten gegeben:

a) Ihre Beeinflussung durch M.S. 222 ändert sich im Laufe der Entwicklung, z. T. parallel derjenigen der Atemfrequenz. In einer 0,025—0,03‰ Lösung dieses Narkotikums macht die mittlere Frequenz an der Grenze 1. Phase—Übergangsphase einen Sprung von ca. 330 auf 270 min^{-1} bei 15°.

b) CO_2 beeinflusst die Brustflossenfrequenz im Gegensatz zur Atemfrequenz praktisch fast nicht (Anstieg um durchschnittlich 2½% gegen 14% bei den Atembewegungen).

c) Die Temperaturabhängigkeit der mittleren Brustflossenfrequenz wurde für drei Entwicklungsstadien ermittelt. Im Gegensatz zum Atemrhythmus steigt das Q_{10} nie über 2 und die obere Temperaturgrenze wird ohne vorheriges Absinken der Frequenz erreicht.

5. Das relative Längenwachstum der Brustflosse der Bachforelle ist ausgezeichnet durch eine isometrische Wachstumsetappe, die vor dem endgültigen isometrischen Wachstum zwischen zwei stark positiv allometrische Etappen eingeschaltet ist und den anderen wachsenden Körperteilen fehlt. Diese verschiedenen Phasen fallen zeitlich weitgehend mit den unterschiedenen Phasen der Brustflossenbewegungen zusammen.

6. Weitere Fischarten (s. Inhaltsverzeichnis) wurden auf ihre frühen Brustflossenbewegungen hin beobachtet. Nur die junge Barbe hat keinen „Ruherhythmus". Im übrigen ist das Erscheinungsbild des Brustflossenrhythmus durch seine inneren Beziehungen und durch die allgemeinen Begleitumstände von Art zu Art sehr verschieden. Das Besondere bei der Forelle wurde auf p. 473 unten zusammengefasst.

7. Zur Ergänzung der Beobachtungsergebnisse werden diese in einigen allgemeinen Betrachtungen diskutiert.

a) Der Entwicklungsvorsprung der Brustflossen gegenüber den Bauchflossen wird als Norm der Mehrzahl der Teleostier erkannt.

b) Ausgehend von der VON HOLST'schen Theorie wird als Hypothese versucht, die physiologischen Grundlagen für die 1. und 2. Phase der Brustflossenbewegungen bei der jungen Bachforelle zu skizzieren. Der Unterschied zwischen beiden Phasen wird mit demjenigen zwischen Medulla- und intaktem Fisch verglichen.

c) Es wird nachzuweisen versucht, dass der Brustflossenrhythmus bei der frisch geschlüpften Forelle nicht als Anpassungserscheinung verstanden werden und dass ihm keine wirkliche biologische Bedeutung zugesprochen werden kann. Die gleiche Situation ergibt sich für die frühen Brustflossenbewegungen beim Hecht und Barsch.

d) Endlich wird zu beweisen versucht, dass die Frühphase der Brustflossenbewegungen bei Forelle und Hecht keinen larvalen Charakter hat und sich also der in morphologischer Hinsicht (mit der einzigen Ausnahme der Haftpapillen des jungen Hechtes) direkten Entwicklung der beiden Arten einfügt.

IX. VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1930. Andersen, K. Th. *Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgrösse und der Temperatur.* Z. vergl. Physiol., 11.

1912. Babák, E. *Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluss der Temperatur.* Folia neurobiol., 6.

1921. —— *Die Mechanik und Innervation der Atmung.* Handb. vergl. Physiol. (von H. Winterstein), Bd. I, 2. Hälfte.

1922. Beccari, N. *Lo scheletro, i miotomi e le radici nervose nella regione occipitale degli avanotti di Trota.* Arch. ital. Anat. Embriol., 19.

1934. Beebe, W. *Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions.* Zoologica (New York), 16.

1921. Demoll und Wohlgemuth. *Einiges über die Lebensbedingungen der Forellenbrut.* Biol. Zbl., 41.

1905. Ehrenbaum, E. *Eier und Larven von Fischen.* Nordisches Plankton, Zool. Teil, Bd. 1.

1890. Fatio, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse.* Vol. V: Poissons, 2e partie.

1941. Geigy, R. *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., 48.

1941. Geigy, R. und Portmann, A. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturw., 29.

1931. Grodzinski, Z. *Die Blutgefässentwicklung in der Brustflosse der Gattung Salmo.* Bull. int. Acad. pol. Sci., Cl. math. et nat., S. B II.

1913. Haempel, O. *Fische.* Handb. Biol. d. Wirbelt. (Von M. Hilzheimer.)

1895. Harrison, R. G. *Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier.* Arch. mikr. Anat., 46.

1906. Hein, W. *Zur Biologie der Forellenbrut.* I. Allg. Fisch.-Ztg., 31.

1939*a*. Von Holst, E. *Die relative Koordination als Phänomen und Methode zentralnervöser Funktionsanalyse.* Erg. Physiol., 42.

1939*b*. —— *Entwurf eines Systems der lokomotorischen Periodenbildungen bei Fischen. Ein kritischer Beitrag zum Gestaltproblem.* Z. vergl. Physiol., 26.

1921. Hyman, L. H. *The metabolic gradients of vertebrate embryos. I. Teleost embryos.* Biol. Bull., 40.

1937. Kostitzin, V. A. *Biologie mathématique.* (Coll. A. Colin.)

1936. Kostojanc, Ch. S. and Bekbulatov, T. I. *Comparative study of the importance of respiratory rhythm for the condition of the central nervous system.* C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., 4.

1926. Kronfeld, P. und Scheminsky, F. *Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung. 2. Wachstum, Dotterresorption und Wasserhaushalt.* Roux' Arch., 107.

1934. Kryzanovsky, S. G. *Die Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi).* Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog., 58.

1942. Leghissa, S. *Le basi anatomiche nella evoluzione del „comportamento" durante lo sviluppo embrionale e post-embrionale di Trota (Salmo fario, irideus e lacustris).* Z. Anat., 111.

1939. Pomini, F. P. *Ricerche sullo sviluppo delle Trote italiane. 3. Stadi larvali e primi stadi postlarvali della Trota di rusciello (Salmo fario L.).* Arch. zool. ital., 27.

1923. Remane, A. *Pisces.* In: Biologie der Tiere Deutschlands. (Von P. Schulze.)

1932. Rothlin, E. *M.S. 222 (lösliches Anästhesin), ein Narkotikum für Kaltblüter.* Schweiz. Med. Wschr., 62.

1935. Schindler, O. *Zur Biologie der Larven von Barsch (Perca fluviatilis L.) und Hecht (Esox lucius L.).* Verh. dtsch. Zool. Ges.

1914. Taylor, M. *The development of Symbranchus marmoratus.* Quart. J. micr. Sci., 59.

1937. Teissier, G. *Les lois quantitatives de la croissance.* Actual. sci. et ind., 455.

CURRICULUM VITAE

Am 13. Juli 1917 wurde ich, Karl Edwin Sprenger, von Basel, in Basel geboren. Ich bin Sohn des Carl Sprenger, Postbeamten, und seiner Gattin Hilda geb. Ludin, wohnhaft in Basel.

In meiner Heimatstadt besuchte ich 1924—1928 die Primarschule und 1928—1936 das Humanistische Gymnasium. Nach bestandener Maturitätsprüfung liess ich mich im Frühjahr 1936 an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren.

1938 wurde mein Studium durch ein Knochenleiden für drei Jahre unterbrochen.

In den Jahren 1941—1943 bestand ich sukzessive die Prüfungen in den Nebenfächern Botanik, Physik und physiologische Chemie. Während zwei Semestern (1942—1943) war ich Assistent in je einer tierphysiologischen Vorlesung von Herrn P.-D. Dr. H. Mislin.

Bei folgenden Herren Professoren und Dozenten habe ich Vorlesungen gehört: Bloch, Bodewig, Buchner, Edlbacher, Erlenmeyer, Geiger, Geigy, Hagenbach, Handschin, Hediger, Heitz, Mislin, Ostrowski, Portmann, Ruggli, Schüepp, Senn, Speiser, Spiess, Vischer, Zickendraht.

Die vorliegende Dissertation begann ich im Sommersemester 1942 unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann.